Apogamie bei Marsilia.

Von **Eduard Strasburger.**

Mit Tafel III—VIII.

Im Februar 1896 fiel es Walter R. Shaw auf, daß einige Prothallien von Marsilia Drummondii, anscheinend ohne befruchtet worden zu sein, Keime erzeugten. Besonders hierauf gerichtete Versuche mit isolierten Makrosporen derselben Marsilia-Art führten zu dem gleichen Ergebnis, durch das W. R. Shaw veranlaßt wurde, eine kurze Mitteilung über „Parthenogenesis in Marsilia“ in der Botanical Gazette zu veröffentlichen[1]). Die Mikrosporen der von W. R. Shaw benutzten Sporenfrüchte waren entwicklungsfähig und befreiten nach etwa 18 Stunden Spermatozoiden. Von 101 Makrosporen, die mit Mikrosporen vermengt ihre Prothallien reiften, erhielt W. R. Shaw 69 Keime, von 62 Makrosporen, die isoliert wurden, 33 Keime. Auf 100 Makrosporen bezogen, ergibt das ohne Isolierung 69 %, mit Isolierung 53 % Keime. Diese Keime ließen nach siebentägiger Entwicklung gewisse Unterschiede erkennen, so zwar, daß ihre Wurzel und ihr Cotyledon annähernd gleiche Länge besaßen, oder die Wurzel kaum ein Drittel so lang wie das Cotyledon war, oder endlich sich nicht entwickelt hatte. Ob mit oder ohne Mikrosporen erzogen, blieb auf die Verschiedenheiten der Keime ohne Einfluß.

W. R. Shaws Angaben bestimmten Alexander Nathansohn[2]), Marsilien für seine Versuche zu wählen, welche bezweckten, durch bestimmte Einwirkungen parthenogenetische Embryobildung auch an einem pflanzlichen Objekt zu veranlassen. Alle Versuche mit Chemikalien, auch solchen welche die parthenogenetische Entwicklung bestimmter tierischer Eier anregen oder die Ruheperiode von Winterknospen bei Pflanzen unterbrechen, blieben erfolglos, einzig und allein bewährte sich der Einfluß erhöhter Temperatur. Für letztere ließ sich von vornherein der meiste Erfolg erhoffen, weil sie ähnliche Dienste schon G. Klebs geleistet hatte. So wurden in seinen Versuchen die Gameten von Protosiphon zu Parthenosporen, wenn er sie bei einer Temperatur von 26—27 ° sich entwickeln ließ[3]).

---

1) Bd. XXIV, 1897, pag. 114.

2) Über Parthenogenesis bei Marsilia und ihre Abhängigkeit von der Temperatur. Ber. d. Deutschen Bot. Gesellschaft 1900, pag. 99.

3) G. Klebs, Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen, 1896, pag. 209.

Alexander Nathansohn experimentierte vornehmlich mit Marsilia vestita. Die Sporokarpien stammten von W. R. Shaw. Isolierte Makrosporen dieser Sporokarpien bildeten, bei Zimmertemperatur und auch bei 36° C ausgesäet, keine Embryonen. Wohl aber geschah dieses bei „Anwendung von Temperaturen, welche gerade noch die Ausbildung einer Eizelle erlauben". Es bestätigte sich so die Vermutung, daß „das Ei dadurch einen vegetativen Charakter" erhalten würde. Die von Mikrosporen befreiten Makrosporen ließ Nathansohn zum Teil bei Zimmertemperatur, etwa 18° C, zum Teil bei 34,5—35° C keimen, die Kultur der letzteren setzte er dann, nach annähernd 24 Stunden, bei etwa 27° C fort. Während 754 Makrosporen bei Zimmertemperatur ein einziges Mal parthenogenetische Embryobildung aufzuweisen hatten, lieferten die bei 35° C gekeimten 7,3 % solcher Embryonen. Von geschlechtlich erzeugten Keimen zeichneten sich die parthenogenetisch entstandenen durch ein besonderes Verhalten aus. Zunächst wurde der Beginn ihrer Entwicklung um etwa einen Tag verzögert, dann zeigten sie sich in ein aus ziemlich großen Zellen bestehendes, durch Gewebewucherung vergrößertes Prothallium eingebettet. Doch nur Marsilia vestita und speziell das J. R. Shawsche Sporokarpienmaterial, führte in so deutlicher Weise diese Eigentümlichkeit vor. Sporokarpien von Marsilia vestita, die Alexander Nathansohn von W. Pfeffer erhielt, lieferten, bei 35° C ausgesäet, in der Mehrzahl der Fälle ebenfalls 6—10 % parthenogenetischer Keime, während gelegentlich der Erfolg ganz ausbleiben konnte. Andererseits kam es vor, daß einzelne Aussaaten auch bei gewöhnlicher Temperatur einige parthenogenetische Keime zeitigten. Auf bereits fertige Eier von Marsilia vestita blieben Temperaturen von etwa 36—38° C ohne Einfluß. Wurden hingegen die Sporen noch etwa 16—20 Stunden bei 18° C, oder 7 Stunden bei 25—27° C gehalten und dann in 36° C übergeführt, so ergab das in manchen Versuchen sogar 20—25 % in Teilung eintretender Eier, von denen die meisten sich aber brämnten und nur einzelne es bis zur Bildung eines wirklichen Embryo brachten.

Von Marsilia macra gibt Alexander Nathansohn an, bei 35° C fast 12 % parthenogenetische Keime erhalten zu haben, bei Zimmertemperatur keinen einzigen.

Alexander Nathansohn verfügte außerdem über Sporokarpien von Marsilia Drummondii, die ihm K. Goebel überließ. K. Goebel hatte bereits festgestellt, daß die Mikrosporen dieser Sporenfrüchte nicht keimten. Embryobildung an den Makrosporen trotzdem erfolgte.

Die von Alexander Nathansohn bei Zimmertemperatur vorgenommenen Aussaaten ergaben 90—100 % parthenogenetischer Keime. Sporokarpien, die W. R. Shaw als Marsilia Drummondii sandte, zeigten in ihrem Verhalten eine große Mannigfaltigkeit. Ein Teil der Makrosporen wollte überhaupt nicht keimen, ein anderer Teil bildete bei Zimmertemperatur 7,4 % parthenogenetischer Keime, deren Erzeugung durch Erhöhung der Temperatur bis auf 29 % sich steigern ließ, ein noch anderer Teil bildete endlich, sowohl bei gewöhnlicher als auch erhöhter Temperatur, aus sämtlichen oder fast sämtlichen Makrosporen parthenogenetische Keime.

Als Marsilia Drummondii standen Alexander Nathansohn endlich auch Sporokarpien zur Verfügung, die er von W. Arnoldi erhielt, die aber in Gestalt und Größe nicht wenig von dem W. R. Shawschen Material abwichen. Aus fast sämtlichen Makrosporen dieser Früchte gingen bei Zimmertemperatur parthenogenetische Keime hervor, dabei erwiesen sich die Mikrosporen als keimfähig. Wurden isolierte Makrosporen, die bei Zimmertemperatur ihre Prothallien ausgebildet hatten, bei etwa 9° C weiter kultiviert, so drückte das die Zahl der parthenogenetischen Keime auf 30—35 % hinab, während Makrosporen mit den keimfähigen Mikrosporen vermischt, unter entsprechenden Bedingungen wenigstens 80 % Keime lieferten. Läßt man die solierten Makrosporen bei etwa 9° C ihre ganze Entwicklung durchmachen, so erzeugen sie so gut wie keine Keime, während sie mit Mikrosporen vermischt, deren immer noch eine beträchtliche Anzahl bilden. In Zimmertemperatur übergeführt, entschließen sich auch solche solierte Makrosporen, welche bei niederer Temperatur ihre Prothallien reiften, zur Keimbildung.

Die ausgedehnten Untersuchungen, die ich im Laufe der letzten Jahre über die Apogamie der Eualchimillen angestellt hatte[1]), mußten in mir den Wunsch erwecken, auch Marsilia in den Kreis meiner Beobachtungen zu ziehen. Schien es doch, nach den Angaben von Alexander Nathansohn, als wenn bei Marsilien echte Parthenogenesis vorliege. Denn es sollten, je nach Umständen, sich ein und dieselben Eier, mit oder ohne Befruchtung, weiter entwickeln können, wobei höhere Temperatur die parthenogenetische Keimbildung aus ihnen

1) Die Apogamie der Eualchimillen und allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben. Jahrb. f. wissensch. Bot. 1905, Bd. XLI, pag. 88.

förderte. Also mußten es doch wohl mit der einfachen Chromosomenzahl ausgestattete, befruchtungsfähige Eier sein, welche in die parthenogenetische Weiterentwicklung eintraten. Möglicherweise sorgten da vegetative Kernverschmelzungen zu Beginn der Keimbildung für die Verdoppelung der Chromosomenzahl. Dieser Gedanke schwebte mir bereits beim Abfassen meiner Alchimillen-Arbeit vor und ich brachte ihn dort zum Ausdruck[1]). Dann würde es sich in den Eiern der Marsilien, bei parthenogenetischem Entwicklungsantritt, etwa so, wie, nach M. K. Kostanecki[2]), in den zur künstlichen Parthenogenesis angeregten Eier von Macra, oder wie, nach Alexander Petrunkewitsch[3]), in den Drohneneiern zutragen und der ersten Teilung des Eikerns eine Verschmelzung seiner Tochterkerne folgen. Ich mühte mich daher zu Beginn meiner Marsilia-Untersuchungen vor allem ab, den ersten Teilungszustand der unbefruchteten Eier zu erlangen. Der Verlauf der Beobachtungen wies der ganzen Aufgabe bald eine andere Richtung an.

Mit der Bitte um Untersuchungsmaterial wandte ich mich zunächst an K. Goebel, von dem bereits Alexander Nathansohn besonders wertvolle Sporokarpien von Marsilia Drummondii erhalten hatte. In entgegenkommendster Weise stellte mir K. Goebel sein gesamtes Material zur Verfügung, das aus dem Anfang der 90er Jahre stammte und von Ferdinand v. Müller gesammelt worden war. Ich erhielt so von Goebel gegen 100 Sporokarpien, die ich annähernd für meine Versuche verbrauchte.

Die in unseren botanischen Gärten kultivierten Marsilien fruchten meist reichlich, doch liefert nur ein Teil von ihnen, und auch nicht immer, keimfähige Sporen. Über ein ähnliches Verhalten der Marsilien des Berliner botanischen Gartens berichtete Alexander Braun schon im Jahre 1870[4]), wobei er im besonderen noch hinzufügte, daß er von neuholländischen Arten in Berlin keine eigentlich reifen Früchte erhalten habe, während in Süddeutschland (Karlsruhe) solche erzogen

1) l. c., p. 119.

2) Über die Veränderungen im Innern des unter dem Einfluß von KCl-Gemischen künstlich parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von Macra. Anz. d. Akad. d. Wiss. in Krakau, Math.-Naturwiss. Kl., 1904, pag. 70.

3) Zuletzt in künstliche Parthenogenese, Zool. Jahrb., Suppl. VII, 1904, Sonderabdr., pag. 10.

4) Neuere Untersuchungen über die Gattungen Marsilia und Pilularia, Monatsbericht d. Berliner Akad. 1870, pag. 661, Anm. 1.

wurden und auch in Bordeaux Durieu sie geerntet habe [1]). Zur Erlangung der Reife dieser Früchte gehöre hinreichende Wärme und trockene Witterung; ein kühles und regnerisches Spätjahr verhindere sie. Daß übrigens Alexander Braun schließlich von seiner ganz ansehnlichen Zahl im Berliner botanischen Garten kultivierter Marsilien Keimpflanzen zu erlangen vermochte, das beweisen seine in allen großen Herbarien verbreiteten Marsilien-Exsiccate, denen er solche Keimpflanzen beifügte [2]). Auch von den natürlichen Standorten unserer Marsilia quadrifoliata ist es bekanntlich nicht leicht gute Früchte zu bekommen; das bringt Alexander Braun damit in Verbindung, daß diese Pflanze an Stellen wachse, welche bei eintretender feuchter Witterung im Spätsommer wieder unter Wasser gelangen, wodurch die unreifen Früchte am Reifen gehindert werden, die reifen dagegen aufspringen und sich entleeren. Die von den botanischen Gärten in Samenverzeichnissen angebotenen Sporokarpien von Marsilien sind fast stets unbrauchbar.

Dafür besitzen normal ausgereifte Marsilia-Sporokarpien die wertvolle Eigenschaft, daß sie längere Zeit ihre Keimfähigkeit bewahren. Alexander Braun erzog 1865 eine Marsilia diffusa var. approximata A. Br. aus Sporenfrüchten, die Perville 1841 auf Madagaskar sammelte. Im Jahre 1870 gewann er die ostindische M. Coromandeliana W. aus Früchten, die Dr. Thomson 1845 geerntet hatte. Weiter gibt Alexander Braun 1872 an, daß die von McKinlays in den Jahren 1861—62 ausgeführten Expedition stammenden steinharten Früchte der Marsilia elata noch nie bei seinen Keimungsversuchen versagt hätten und daß er sogar aus den 34 Jahre alten Früchten der M. pubescens Ten., die Esprit Fabre 1838 sammelte, immer noch junge Pflanzen erhalte.

Sehr wichtig war es für mich, das an Marsilien so überaus reiche Berliner Herbar, das Alexander Brauns Sammlungen enthält, auf reife Marsilia-Sporokarpien durchsehen zu dürfen. Herr Dr. Diels unterstützte mich dabei in gefälligster Weise. Da die Filicoiden des Berliner Herbar nicht vergiftet werden, fiel die Besorgnis einer etwaigen Schädigung der Keimfähigkeit der Sporen durch dieses Verfahren weg. Eine größere Zahl anscheinend reifer Sporokarpien verschiedener Arten konnte ich infolgedessen auf ihre Keimfähigkeit prüfen. Leider reichte das meiste

---

1) Nachträgliche Mitteilungen über die Gattungen Marsilia und Pilularia. Monatsber. d. Berliner Akad. d. Wiss. 1872, pag. 638.

2) Vergl. auch die letztgenannte Veröffentlichung auf pag. 636, 637 und besonders 638.

Material bis auf Alexander Brauns Zeiten zurück und hatte ein Alter von mehr als 30 Jahren aufzuweisen. Daher war es für mich von großem Werte, gleichzeitig von Dr. L. Diels Sporenfrüchte zu erhalten, die er 1901 in Westaustralien am Irwin River sammelte und als Marsilia Drummondii A. Br. bestimmte. Dann hatte R. v. Wettstein, auf meine Bitte hin, die Güte, mich mit Sporokarpien von „Marsilia Drummondii" zu versorgen, die ihm 1895 aus dem botanischen Garten in Viktoria zugesandt worden waren. Außerdem konnte ich zu meinen Versuchen Sporokarpien von Marsilia vestita H. et G. verwenden, die Douglas H. Campbell 1892 in Kalifornien gesammelt und mir schon vor Jahren freundlichst überlassen hatte. Hinzu kam noch eine Anzahl Sporokarpien derselben Art, die mir Anstruther A. Lawson aus Amerika mitbrachte. Großen Wert erlangten endlich für mich Sporokarpien von „Marsilia Drummondii", die ich dank der Vermittlung von Dr. D. H. Scott und Sir Dietrich Brandis aus der Sammlung der Kew-Gardens erhielt, und die durch eine zweite Sendung zu ergänzen der Direktor der Kew-Gardens, D. Prain, dann die Güte hatte. Nach diesen Sporokarpien in Kew zu fahnden, hatte mich eine briefliche Mitteilung von Walter R. Shaw veranlaßt, aus der hervorging, daß er sein spermatozoidenbildendes Material von „Marsilia Drummondii" dem Museum von Kew verdankte und daß es von Ferdinand v. Müller dorthin gesandt worden sei. Die in zwei gesonderten Gläsern in Kew aufbewahrten, mit demselben Namen belegten Sporokarpien hatte einerseits Ferdinand v. Müller in Wimmera, Victoria Australia 1894, andererseits F. M. Bailey in dem Diamantina-Distrikt, Queensland 1892 gesammelt. Die ersten stimmten in ihrem Aussehen mit dem Goebelschen Material überein, die zweiten waren allem Anscheine nach von ihm verschieden.

Unter zahlreichen Sporokarpien von Marsilia quadrifoliata, die ich aus verschiedenen botanischen Gärten bezog, keimten nur vier, die aus Erlangen stammten. Herr Dr. Charles Joseph Chamberlain in Chicago war endlich so gefällig, mir Sporokarpien aller Entwicklungszustände von Marsilia quadrifoliata zu senden, die er in Chromosmiumsäure fixiert und in Paraffin eingebettet hatte.

Die Angabe von K. Goebel, daß seine Sporokarpien von Marsilia Drummondii ausschließlich sterile Mikrosporen führen, konnte ich, ebenso wie Alexander Nathanson, nur bestätigen. Da die Makrosporen derselben Sporokarpien Keime bildeten, mußten diese ohne Befruchtung entstehen. Fast alle Mikrosporen des Goebelschen Materials blieben auch nach längerem Verweilen in Wasser von gewöhnlicher oder höherer Temperatur geschlossen. Mikrotomschnitte lehrten, daß der Inhalt der

meisten dieser Sporen geschrumpft und dann auch mehr oder weniger desorganisiert war. Die Mikrosporen der von R. v. Wettstein und der v. Müllerschen aus Kew gesandten Sporokarpien der „Marsilia Drummondii“ verhielten sich ebenso, und die Dielschen nicht viel anders. Spermatozoiden vermochten auch letztere in keinem einzigen Falle zu erzeugen. In den Mikrotomschnitten aus dem Dielschen Material wurden doch aber stellenweise solche Mikrosporen angetroffen, die sich geöffnet, ihren Inhalt vorgewölbt und auch einige Teilungen ausgeführt hatten. War man einer derartigen Spore im Präparat begegnet, so konnte man auch andere in der Nähe erwarten; der ganze Sorus verriet dann einige Entwicklungsfähigkeit. Für die Mikrosporen jener Sporokarpien, die Alexander Nathansohn von Arnoldi als M. Drummondi erhielt, die jedoch, wie er angibt, in Gestalt und Größe nicht unwesentlich von Sporokarpien der M. Drummondii anderer Herkunft abweichen, wurde Keimfähigkeit von ihm festgestellt. Diese Mikrosporen müssen es wohl bis zur Bildung von Spermatozoiden gebracht haben, da er sie zu „Befruchtungsversuchen“ verwendete[2]). Über die Erzeugung von Spermatozoiden aus den Mikrosporen seiner M. Drummondii berichtete auch W. R. Shaw[3]). Ihre Bildung war in annähernd 18 Stunden nach erfolgter Aussaat vollzogen, und 6 Stunden später fand man sie sämtlich befreit. Aus den durch Ferdinand v. Müller gesammelten Sporokarpien von „Marsilia Drummondii“, die ich aus Kew erhielt, vermochte ich hingegen, wie ich zuvor schon erwähnte, ebensowenig wie aus dem Goebelschen, dem von Wettsteinschen und dem Dielschen Material, Spermatozoiden zu erziehen. Es frägt sich also, ob die Shawschen Sporokarpien aus Kew und die meinigen derselben Sendung v. Müllers entstammten. Das soll später noch erörtert werden.

In unseren Kulturen erhielt ich aus den Goebelschen Sporokarpien Pflanzen, die zu der Beschreibung, die Alexander Braun von Marsilia Drummondii A. Br. (M. Drummondii occidentalis) gibt, annähernd stimmten[4]), so auch verhielten sich im wesentlichen die Pflanzen, die, ebenfalls apogam, aus den v. Wettsteinschen und v. Müllerschen (Kew) Sporokarpien hervorgingen. Die apogam aus dem Dielschen Material erzogenen Keimpflanzen gingen durch ein Versehen des Gärtners zugrunde. Lebende Marsilien, die ich als M. Drummondii

1) l. c., pap. 105.

2) l. c., pag. 106.

3) Parthenogenesis in Marsilia, l. c. pag. 114.

4) Neuere Untersuchungen über die Gattungen Marsilia und Pilularia. Monatsbericht d. Akad. d. Wiss. zu Berlin aus dem Jahre 1870, pag. 716 und 737.

in mehreren Exemplaren von R. Pirotta aus dem botanischen Garten zu Rom erhielt, wichen auch nur wenig von meinen anderen Exemplaren der M. Drummondii ab, ebenso eine Pflanze, die mir aus dem botanischen Garten zu München gesandt wurde. — Die von F. M. Bailey in Queensland gesammelten Sporokarpien, die in Kew als „Marsilia Drummondii" aufbewahrt werden, zeigten sich zu apogamer Fortpflanzung nicht befähigt. Sie produzierten vielmehr auf geschlechtlichem Wege Pflanzen, die als Marsilia elata A. Br. gelten müssen. Nicht unähnliche, doch kräftigere, in den botanischen Gärten zu Göttingen und Bonn reichlich fruktifizierende Pflanzen unbekannter Herkunft, die bisher als Marsilia Drummondii etikettiert waren, stellten sich als Marsilia Nardu A. B. (M. Drummondii orientalis) heraus. — Hinzugefügt sei noch, daß ich außerdem geschlechtliche Fortpflanzung und die Unfähigkeit zu apogamer Fortpflanzung für Marsilia vestita Hook., M. aegyptiaca Willd. und M. quadrifoliata L. feststellte. Unter den Sporokarpien von M. vestita zeigten sich auch von E. Palmer im Jahre 1892 gesammelte keimfähig. In älteren Sporokarpien, über die ich verfügte, vornehmlich aus den 70er Jahren, der Zeit, wo Alexander Braun das umfangreiche Material zusammenbrachte, war die Keimfähigkeit der Sporen erloschen. Eine Ausnahme hiervon bildete nur eine Minderzahl von Sporokarpien, die einem Exemplar von M. aegyptiaca entnommen worden waren, das Schweinfurth Ende Mai 1876 bei Kairo gesammelt hatte. — Material für Sporenentwicklung schöpfte ich auch aus Sporokarpienanlagen von Marsilia macra A. Br., M. hirsuta R. Brown und M. quadrifoliata unseres botanischen Gartens.

Die Bestimmung der Marsilien ist keine leichte Aufgabe. Sie läßt sich überhaupt nur dann mit einiger Aussicht auf Erfolg unternehmen, wenn man ein großes, sorgfältig in dieser Gattung revidiertes, womöglich mit Alexander Braunschen Originalexemplaren ausgestattetes Herbar zu rate ziehen kann. Im besonderen wird die Bestimmung schwierig, wenn es sich um eine der formenreichen Gruppen dieser Gattung handelt, vor allem der Gruppe der Marsilia Drummondii. Die einander sehr ähnlichen, wenn auch nicht völlig übereinstimmenden Pflanzen, die ich einerseits als Marsilia Drummondii aus München und Rom erhielt, andererseits aus Sporokarpien erzog, die von Ferdinand v. Müller und im botanischen Garten in Viktoria mit dem gleichen Namen belegt worden waren, habe ich in dieser Arbeit unter Marsilia Drummondii zusammengefaßt. Alle diese Pflanzen stimmten in ihrem Habitus bis auf geringe Abweichungen überein und waren sie sämtlich apogam. An der richtigen Bezeichnung von M. quadrifoliata und M. vestita hatte ich

keinen Grund zu zweifeln. Die Namen der sonstigen Marsilien, die ich in den Kreis meiner Beobachtung zog, oder mit denen ich meine Versuche anstellte, sind in Berlin bestimmt worden. Bei meinen eigenen Versuchen die Bestimmung auf Grund der Alexander Braunschen Beschreibung[1]) vorzunehmen, kam ich nicht zu einem befriedigenden Ergebnis. Ich gewann vielmehr die Überzeugung, daß eine sichere Benennung der Arten in den polymorphen Gruppen auf diesem Wege kaum möglich sei. Gibt doch Alexander Braun selber für die Gruppe der Marsilia Drummondii an[2]), daß die von ihm vorgenommene Sonderung der Formen nur als eine vorläufige gelten könne. — Den Braunschen Intensionen war jedenfalls am nächsten durch Vergleich seiner Originalexemplare im Berliner Herbarium zu kommen. Mein Kollege A. Engler hatte die Güte diesen Vergleich zu veranlassen. Professor G. Hieronymus führte ihn aus und nahm die Bestimmung der fraglichen Arten vor, wofür ich ihm besten Dank schulde. Für diejenigen Formen, die ich in dieser Arbeit als Marsilia Drummondii zusammenfasse, war beim Vergleich im Berliner Herbar die Identität mit Alexander Brauns M. Drummondii nicht sicher zu stellen. Professor Hieronymus schrieb mir darüber: Vielleicht ist es M. Drummondii A. Br. (M. Drummondii occidentalis), dessen einziges von Braun mit diesem Namen versehenes Exemplar allerdings auch nicht völlig mit den gesandten Exemplaren übereinstimmt. Die Bestimmung der Marsilien ist nicht leicht, da sie oft nach den Standorten variieren. Prof. Hieronymus sandte mir das in Betracht kommende Exemplar. Es ist von Drummond am Schwanenflusse gesammelt worden. Es weicht tatsächlich nicht mehr von meinen verschiedenen Exemplaren der M. Drummondii ab, als diese unter einander. So ließ ich ihnen auch allen hier diesen Namen. Um festzustellen, daß es sich bei der Abweichung, die meine verschiedenen Exemplare zeigen, um erblich fixierte Merkmale handelt, dazu wären langjährige fortgesetzte Kulturen nötig, auf deren Ergebnis ich mit der Veröffentlichung dieser Untersuchungen nicht warten kann.

Bemerkt sei im Anschluß noch, daß man gegen alle Namen, mit welchen die Marsilien in botanischen Gärten versehen sind, sich möglichst kritisch zu verhalten habe. In noch höherem Maße wäre Vorsicht der Bezeichnung gegenüber, welche Sporokarpien tragen, geboten. Letztere sollte man dann nur einer gegebenen Spezies zuschreiben, wenn man sie aus ihnen erzogen hätte.

---

1) l. c. Monatsber. d. Berliner Akad. 1870.

2) l. c. Anm. 1, pag. 734.

Meine Bemühungen aus den Kernbildern der ganz vereinzelt in die ersten Keimungsstadien eingetretenen Mikrosporen des mir zur Verfügung stehenden apogamen Marsilia Drummondii A. Br.-Materials mir ein Urteil über die vorhandene Chromosomenzahl zu bilden, mußten als aussichtslos aufgegeben werden. In den Prothallien der Makrosporen und ihren ohne Befruchtung erzeugten Keimanlagen gelang es mir hingegen bald, die gewünschten Zahlen zu erlangen.

Es erscheint fast überflüssig hervorzuheben, daß für die Lösung der hier gestellten Aufgabe entsprechend tingierte Mikrotomschnitte zur Anwendung kommen mußten. Die Fixierung der Objekte erfolgte ganz vorwiegend mit Chromosmiumessigsäure, in einzelnen Fällen, des Vergleichs wegen, mit Zinkchlorid-Eisessigalkohol [1]; gefärbt wurde mit Safranin-gentianaorange oder mit Eisenhämatoxylin.

Die Figuren, die ich dieser Arbeit beigebe, suchte ich, soweit als nur irgend möglich, unter der Camera fertigzustellen. Ich ziehe vielfach vor, einer Figur das skizzenhafte Aussehen, das sie bei solcher Herstellungsart zunächst erhält, zu lassen, als sie durch saubere Ausführung weiterhin zu verderben. Meist leidet die Naturtreue unter den Korrekturen, und es tritt das, was man in der Figur zu sehen meint, deutlicher als in der Wirklichkeit hervor.

Die Chromosomen der Makrosporenkerne von Marsilia Drummondii A. Br. haben die Gestalt feiner nicht eben langer Fäden. Sie sind in den Kernplatten meist zusammengedrängt und ineinander verflochten, was die sichere Bestimmung ihrer Zahl erschwert (Fig. 11, 12, 15 Taf. III. 35, 38 Taf. V), doch glaube ich nicht zu irren, bezw. der Wirklichkeit möglichst nahe zu kommen, wenn ich diese Zahl auf 32 angebe.

Was mir nun sofort durch seine Tragweite imponierte, war der Umstand, daß die Zahl der Chromosomen in den Kernen der Prothalliumzellen (Fig. 11, 12 Taf. III, 37, 38 Taf. V) nicht geringer als in den Zellen der Keimanlagen (Fig. 28 Taf. IV, 35 Taf. V) war. Da warf sich denn sofort die Frage auf: Liegt hier wirklich ein Fall vor, wie er mir bisher nicht begegnete, daß ein auf die doppelte Chromosomenzahl eingerichteter Sporophyt mit einfacher Chromosomenzahl sich entwickelt, oder hat man es nur mit einem weiteren Beispiel von Apogamie zu tun, und ist das Prothallium mit der doppelten, statt der einfachen Chromosomenzahl ausgestattet? Doch zunächst schien es schwer, diese letzte Annahme mit den Angaben von Alexander Nathansohn in Einklang zu bringen.

1) Nach H. O. Juel: 2 g Zinkchlorid, 2 ccm Eisessig, 100 ccm 45—50 % Alkohol. Über den Pollenschlauch von Cupressus, Flora 1904, Bd. XCIII, pag. 56.

Den entscheidenden Vergleich mit der Chromosomenzahl in den Kernen der Mikrosporen derselben Spezies ließ, wie schon erwähnt wurde, das mir zur Verfügung stehende apogame Material nicht zu. Ich wandte mich daher an die Wurzeln eines im hiesigen botanischen Garten unter dem Namen Marsilia Drummondii kulivierten Exemplares, das ich jetzt richtiger als M. Nardu (M. Drummondii orientalis) bezeichnen müßte. Das in einem flachen Topfe kultivierte Gewächs bildete, nach seiner Überführung in ein Warmhaus, wo es ein wenig in Wasser tauchte, alsbald neue Wurzelspitzen, die entsprechend fixiert und tingiert in Schnittserien zur Beobachtung gelangten. Da diese Wurzelspitzen auch zahlreiche Anlagen von Seitenwurzeln bargen, so war es leicht, nicht nur Seitenansichten, sondern auch Polansichten (Fig. 5, 6 Taf. III) von Kernplatten zu erlangen. Es stellte sich heraus, daß die Kerne der Wurzeln dieser Marsilia[1]) die nämliche Zahl von Chromosomen führen, die mir in den Prothallien und Keimanlagen der apogamen Pflanze entgegengetreten waren, somit, allem Anscheine nach, 32, und daß also in dieser Zahl die Doppelzahl der Chromosomen zum Ausdruck kommt, jene Zahl, die der sporophyten — oder wie ich vorgeschlagen habe, sie zu nennen[2]), der diploiden — Generation zukommt.

Ein Blick auf W. R. Shaws[3]) oder Wl. Belajeffs[4]) Bilder der Kernteilungen in den Mikrosporen von Marsilia vestita genügte auch für die Feststellung der Tatsache, daß die Zahl der Chromosomen dort geringer als in meinen apogamen Prothallien sei. W. R. Shaw und Wl. Belajeff, die andere Ziele in ihrer Arbeit verfolgten, haben sich nicht veranlaßt gesehen, die Zahl der Chromosomen in den von ihm untersuchten Mikrosporen zu bestimmen. Das eingehende Studium der von W. R. Shaw auf meine Bitte im hiesigen Institut zurückgelassenen zahlreichen Präparate, sowie neuere aus dem Douglas H. Campbellschen und eigenem Material hergestellten Schnittserien, gestattete mir die Zahl der Chromosomen in den Teilungsbildern als 16 sicherzustellen (Fig. 56, 57 Tafel VI). Dieselbe Zahl trat mir auch in den sich teilenden Prothalliumkernen der Makrosporen von Marsilia vestita entgegen

1) Und so auch der Marsilia quadrifoliata, Tafel III, Fig. 7.

2) Histologische Beiträge zur Vererbungsfrage. I. Typische und allotypische Kernteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. 1905, Bd. XLII, pag. 62.

3) Über die Blepharoplasten bei Onoclea und Marsilia. Ber. d. Deutschen Bot. Gesellsch. 1898, pag. 177, Tafel XI.

4) Über die Centrosome in den spermatogenen Zellen. Ber. d. Deutschen Bot. Gosellsch. 1899, pag. 199, Tafel XV, Fig. 8—18.

(Fig. 43, 44, 45, 46 Tafel V), während ich die Zahl 32 in ihren Keimen fand (Fig. 47, 48 Tafel V). Die Sporokarpien der Marsilia vestita, die mir Douglas H. Campbell gesandt hatte, sowie jene, die ich durch L. Diels aus dem Berliner Herbarium erhielt, mit der Angabe, daß sie von Dr. E. Palmer 1892 in Californien gesammelt worden seien, endlich auch die, welche ich A. A. Lawson verdanke, stellten sich sämtlich als auf Befruchtung eingerichtet heraus.

Ich lasse nun die Schilderung der Vorgänge folgen, die ich bei der Anlage der Prothallien meiner von Goebel stammenden apogamen Marsilia Drummondii beobachtet habe. Diese Entwicklung ging, wie sich alsbald zeigte, genau so vor sich, als wenn die Kerne der Makrospore einfachchromosomig, oder wie ich es zu nennen vorschlug, haploid gewesen wären. Sie vollzog sich in der von Douglas H. Campbell für Marsilia vestita[1]) geschilderten Weise[2]). Zwei Stunden, auch wohl etwas später, nach der Aussaat in Wasser, teilt sich, falls die Makrospore überhaupt keimfähig ist, der verhältnismäßig große in der oberen Plasmaansammlung der Sporenhöhlung gelegene Kern. Eine Scheidewand grenzt die vorgewölbte Scheitelpapille von dem, die großen Stärkekörner bergenden Innenraum ab. Nunmehr werden entweder dieser Scheidewand nach einander drei senkrechte, peripher gelegene Wände aufgesetzt, die eine innere größere Zelle von drei flachen Hüllzellen trennen, und von der Innenzelle hierauf eine flache Basalzelle abgegrenzt, oder die Bildung der Basalzelle folgt auf die Anlage der ersten oder der zweiten Hüllzelle, oder endlich die Basalzelle wird vor den Hüllzellen gebildet[3]), die ihr somit aufsitzen (Fig. 13, 14, 15 u. 16 Tafel III). Die seitlichen Hüllzellen und die basale Zelle sind augenscheinlich gleichwertig. Die Basalzelle zerfällt bald nach ihrer Entstehung in vier Quadranten, welche durch bogenförmig gekrümmte Wände in Oktanten zerlegt werden. Auch in den Seitenzellen der Anlage treten Scheidewände auf und zerlegen sie in übereinander gelegene Stockwerke (vergl. die zuvor zitierten Figuren). Hierauf gibt die innere Zelle eine flache obere Zelle ab, die sich über Kreuz teilt. Einige weitere Teilungen spielen sich in den unteren Zellen ab, um

1) On the Prothallium and Embryo of Marsilia vestita. Proceedings of the California Acad. of Science 1892, pag. 183 und The structure and development of Mosses and Ferns. Sec. Edit. 1905, pag. 422.

2) Meine eigenen Figuren zu Marsilia vestita, vergl. Fig. 42—49, Tafel V.

3) Bei Pilularia ist letzteres das gewohnte Verhalten. Douglas H. Campbell, The Development of Pilularia globulifera. Ann. of Bot. 1888, Bd. II, pag. 245 und The Structure etc., pag. 424.

sie in eine, doch stets nur wenigzellige, einschichtige Gewebescheibe zu verwandeln. Es treten dann auch perikline Scheidewände in der seitlichen Hülle auf, die an den entsprechenden Stellen doppelschichtig wird. Auch in den vier oberen Zellen wiederholt sich meist die Teilung, um zwei Stockwerke in dem sich übrigens nur schwach vorwölbenden Archegoniumhalse anzulegen (Fig. 17 Tafel III). — Das ist der gewohnte Verlauf der Entwicklung, von dem einige Abweichungen vorkommen, die für uns aber belanglos bleiben. Aus dem Vergleich mit anderen Pteridophyten ergibt sich, wie mir scheint, sicher, daß in dem Gebilde, das von der Makrospore einer Marsilia erzeugt wird, nur die Zentralzelle und der über ihr befindliche Hals als Bestandteile des Archegoniums anzusehen sind; die unteren Zellen auf welchen die Zentralzelle ruht, sowie die seitlich die Zentralzelle umhüllenden Zellen aber dem Prothallium angehören. Wo „Basalzellen“ dem Archegonium selbst zukommen, wird die Zelle, die ihre Bildung einleitet, erst nach der Halszelle von der Innenzelle abgegrenzt. So bei Botrychium, bei Marattialen, wo die Basalzelle aber auch fehlen kann, und zahlreichen leptosporangiaten Farnen. Marsilia, der somit eine Basalzelle am Archegonium selbst abgeht, verhält sich darin wie die anderen Hydropterideen, auch wie meist die Equisetineen und wie die Lycopodiales[1]).

Von der Zentralzelle wird meist noch, bevor die obere Hüllzelle in Teilung eintritt, eine flache, wenig vorgewölbte Halskanalzelle abgegrenzt (Fig. 14, 15 Taf. III). Der Halskanalzellbildung pflegt die Anlage der Bauchkanalzelle dann rasch zu folgen. Unsere Fig. 15 Taf. III führt eine Kernspindel vor, die für diesen Teilungsschritt ausgebildet war, und die bei hinreichender Vergrößerung auch die Abzählung der doppelten Chromosomenzahl gestattete (Fig. 15 b Tafel III). Die Bauchkanalzelle fand ich stets weit stärker als die Halskanalzelle gegen die Zentralzelle vorgewölbt. Sie erreichte andererseits meist nicht im Umkreis die Ränder der Halskanalzelle (Fig. 16 Tafel III). Damit waren die Teilungen der Zentralzelle entweder schon abgeschlossen, sie selbst somit als Ei fertiggestellt, oder die Zentralzelle führte noch eine Teilung aus, um eine zweite Bauchkanalzelle der ersten hinzuzufügen. Diese Bauchkanalzelle setzte mit gleich starker Vorwölbung an die vorhergehende an, ohne meist ihre volle Breite zu erreichen (Fig. 16 Tafel III).

Marsilia Drummondii A. Br. kann somit zwei oder drei Kanalzellen über ihrem Ei bilden. Die erste dieser Zellen ist eine Hals-

1) Zu vergleichen wäre das im besondern bei Douglas H. Campbell, The structure etc., pag. 240, 279, 318, 401 ff., 451, 487, 516 und 543.

kanalzelle, die folgende bezw. die beiden folgenden Bauchkanalzellen. Wo zwei Bauchkanalzellen vorhanden sind, wurden sie nacheinander von der Zentralzelle und nicht durch Teilung der ersten Bauchkanalzelle erzeugt. Bei Marsilia vestita, der geschlechtlichen Pflanze, fand ich stets nur zwei Kanalzellen, davon die eine Hals-, die andere Bauchkanalzelle. Eine nachträgliche Teilung der Halskanalzelle ist mir in der Gattung nicht vorgekommen, für welche somit jene fortgeschrittene Reduktion der Halskanalzellenbildung allgemein gilt, auf welche K. Goebel in seiner Organographie aufmerksam macht[1]). Nach Douglas H. Campbell kann hingegen bei Salvinia eine Teilung des Halskanalkerns erfolgen[2]).

Während das Archegonium der apogamen Marsilia Drummondii reift, wölbt sich sein Hals etwas vor und es drängt sich zwischen seine Zellen die Halskanalzelle hinein, die sich in der entsprechenden Richtung streckt und zuspitzt (Fig. 16, 17, 18 Tafel III). Ihr Cytoplasma wird allmählich schaumig, ihr Kern größer und inhaltsärmer, doch ohne daß es zur Auflösung ihres Zelleibes kommt. So auch bleiben die beiden Bauchkanalzellen, bezw. die eine der beiden, in fast unversehrter oder in nur mehr oder weniger veränderter Gestalt erhalten. Zu einer Verschleimung dieser Zellen kommt es nicht, wie auch ein Öffnen des Archegoniumhalses unterbleibt. Ein Vordringen von Spermatozoiden bis zum Ei wäre hier somit unter keinen Umständen möglich. Anders bei der geschlechtlichen Marsilia vestita, bei welcher die Hals- und die Kanalzelle verschleimen und zu dem sich öffnenden Archegoniumhalse entleert werden.

Mediane Längsschnitte durch solche Makrosporen, die reife Prothallien ausgebildet haben, zeigen den Kern, der beim ersten Teilungsschritt dem Innenraum der Spore zufiel, stark verändert. Er weist bedeutende Größe auf, ein lockeres, körniges Gefüge im Innern, unregelmäßig scheibenförmige oder auch wurstförmige Gestalt. Häufig ist er an einzelnen Stellen mehr oder weniger tief durchschnürt, auch wohl in getrennte Abschnitte fragmentiert (Fig. 23, 24, 27 Tafel IV), worauf bereits W. C. Coker[3]) aufmerksam gemacht hat. Das erste Bild, welches W. C. Coker seiner kurzen Notiz über diesen Gegenstand hinzufügt, ist mir aus einem anderen Grunde noch interessant. Es soll einen medianen Längsschnitt durch das reife Archegonium von „Marsilia Drummondii" darstellen, welches aber W. C. Coker so vorführt,

1) Vergl. pag. 397.
2) The Structure etc., pag. 403.
3) Botanical Gazette 1903; Bd. XXV, pag. 137.

ls wenn ein Öffnen seines Halses und eine Entleerung seiner Hals-analzelle erfolgt wäre. Es hätte somit nur, falls es sich wirklich um ie Makrospore derselben Marsiliaart handelte, eine geschlechtliche Form ieser Art sein können.

Ich betone nochmals, daß die Entwicklungsvorgänge an den einfach-hromosomigen Makrosporen von Marsilia vestita in allen wesentlichen unkten denen an den doppelchromosomigen der Marsilia Drummondii leichen, eine Feststellung, aus der wir weiterhin die entsprechenden olgerungen zu ziehen haben werden.

Bevor das unbefruchtete Ei der Marsilia Drummondii, trotz seiner oppelzahl von Chromosomen, sich entschließt, in die apogamische Ent-icklung einzutreten, ist, allem Anschein nach, ein gewisser Widerstand u überwinden. Zum mindesten boten Makrosporen, die zu einer Zeit ixiert worden waren, die den Beginn der Keimentwicklung erwarten ieß, stets zahlreiche noch ruhende Eier dem Beobachter dar. Es atte eben an jener Anregung zur Keimentwicklung gefehlt, die sonst on der Befruchtung ausgeht. Diese Anregung kann aber durch Steige-ung der Temperatur des umgebenden Wassers innerhalb bestimmter renzen geschaffen werden und die Zahl der sich apogamisch weiter ntwickelnden Eier erhöhen.

Ich war bemüht, in die Bilder, die ich von den apogamen eimanlagen der Marsilia Drummondii entwarf, die Scheidewände nach öglichkeit richtig einzutragen, ohne im übrigen dem Studium der ufeinanderfolge der Teilungsschritte diejenige Zeit zu widmen, die u ihrer Sicherstellung notwendig gewesen wäre. Das lag außer-alb meiner Aufgabe. Für unsere Zwecke dürfte es genügen, daß ch die Übereinstimmung der Entwicklung apogamer Marsiliakeime it der für geschlechtlich erzeugte bekannten, feststellte. Durch ie erste Scheidewand, die, wie seit H. Leitgeb[1]) bekannt ist, die rchegonachse stets in sich aufnimmt, um sie aber drehbar ist, ird das Marsilia-Ei in zwei Hälften zerlegt. Der Einfluß der chwerkraft bedingt es, daß die Hälfte des Eies, aus der der Stamm ervorgehen soll, immer nach oben, jene, die Fuß und Wurzel ilden wird, nach unten gekehrt ist. Der ersten Teilung des Eies olgt eine zweite, die es in Quadranten, und eine dritte, die es in ktanten zerlegt. In jenem Quadrant, dessen eine Hälfte die erste

1) Zur Embryologie der Farne. Sitzungsber. d. Wiener Akad. 1878, Bd. XXVIII, Sonderabzug, pag. 5 und Studien über Entwicklung der Farne. Daselbst 879, Bd. LXXX, Sonderabzug, pag. 21.

Wurzel zu bilden hat, ist die Oktantenwand einseitig stark verschoben. Nun teilen sich die Oktanten durch gebogene Wände, die annähernd rechtwinklig die Quadranten- und Oktantenwände treffen. Die Übereinstimmung mit den geschilderten Vorgängen, wie sie der Verlauf eines befruchteten Marsilia-Eies darbietet, ergibt sich, wie mir scheint, schon hinlänglich aus dem Vergleich der hier beigefügten apogamen Figuren (Fig. 26, 27 Tafel IV, Fig. 36 Tafel V).

Von Interesse ist es, an den jungen apogamen Keimanlagen das Fortbestehen der Kanalzellen feststellen zu können. Diese bleiben oft fast unversehrt bis über das Oktantenstadium der Keime hinaus erhalten und schneiden aus der Keimanlage den entsprechenden Raum aus (besonders Fig. 36 Tafel V). Die Teilungswände des Keimes fügen sich in dieses Verhältnis und setzen an die Kanalzellen an. Daß hier wirklich apogamische Entwicklung stattfand, wird solchermaßen weiter dem Beobachter anschaulich vorgeführt.

Vornehmlich bei den Makrosporen unserer Marsilia Drummondii, die bei höherer Temperatur ihre Keimung vollzogen, doch auch in einzelnen Fällen bei solchen die nur Zimmerwärme genossen hatten, stellte sich ein abnormer Entwicklungsgang ein, der auch zur Keimbildung führen konnte. Er beruhte auf einer Wucherung der basalen Prothalliumzellen. Die sonst einschichtig bleibende aus diesen Zellen bestehende Scheibe führt dann Teilungen aus, durch welche sie mehrschichtig wird und die Gestalt eines Kegels annimmt, der die darüber befindliche Zentralzelle des Archegoniums an ihrer Entwicklung hindert (Fig. 23, 24 Tafel IV). Schießlich stirbt diese Zentralzelle ab, und es ereilt weiter meist dasselbe Schicksal auch einzelne oder alle Zellen des Archegoniumhalses.

Oder die abnorme Entwicklung setzt noch in anderer Weise ein. Sie ergreift nämlich die Zentralzelle des Archegoniums bevor diese die Kanalzelle erzeugt und veranlaßt sie zu Teilungen, die jetzt schon den Weg zur Keimbildung einschlagen. Die zunächst deutlich abweichende Anordnung der Zellen in solchen Keimanlagen, wird auf späteren Entwicklungszuständen weniger auffällig durch Einschaltung entsprechend orientierter Scheidewände. Das Aussehen der Anlage nähert sich allmählich der aus Eiern erzeugten. Doch sitzt sie auch weiter flach der Basalscheibe auf, ist mit ihr verbunden und verrät dadurch ihren eigenartigen Ursprung. Zunächst hat man sogar den Eindruck als wäre auch sie aus den Basalzellen hervorgegangen. Doch letztere zeigen durch ihre übereinstimmende Höhe und Abgrenzung an, daß sie an dem Vorgange unbeteiligt waren.

Ihrem Wesen nach stimmt die ganze Prothalliumentwicklung und Keimbildung, wie sie uns bei der apogamen Marsilia Drummondii entgegentrat, mit den Erscheinungen überein, die wir vor kurzem bei apogamen Eualchimillen kennen gelernt hatten. Wir stellten fest, daß bei Anlage der Makrospore, d. h. des Embryosacks dieser Alchimillen, die Reduktionsteilung ausgeschaltet wird, der Embryosack einen doppelchromosomigen Kern erhält, der dieselben Chromosomen führt, wie die diploide Generation, die ihn erzeugte, und der regelrecht ein doppelchromosomiges apogames Ei bildet[1]). Ein entsprechendes Verhalten hatten H. O. Juel[2]) für Antenneria alpina und J. B. Overton[3]) in bestimmten Fällen für Thalictrum purpurascens nachgewiesen, H. O. Juel[4]) auch für das apogame Taraxacum ermittelt. Es mochte nun auffällig erscheinen, daß bei solchen apogamen Phanerogamen die dem Prothallium der Pteridophyten entsprechende haploide Generation durch die Doppelzahl der Chromosomen in ihren Entwicklungsvorgängen nicht gestört werde und in gewohnter Weise bis zur Bildung des Eiapparates und der Gegenfüßlerinnen fortschreite. Ich glaubte das dem Einfluß des Ortes zuschreiben zu müssen, in welchem die Erscheinungen sich abspielen[5]); doch der Fall von Marsilia Drummondii lehrt, daß augenscheinlich die Sache anders liegt und daß das zweimalige Vorhandensein eines jeden Chromosoms, den Kern nicht an der Auslösung der spezifischen Merkmale der haploiden Generation hindert. Anders in der diploiden Generation, wo das doppelte Vorhandensein der Chromosomen, zum mindesten für Pflanzen, so weit als die Erfahrungen reichen, Bedingung der Entwicklungsmöglichkeit ist. Da die halbe Chromosomenzahl, wie sie jede Geschlechtszelle führt, die Gesamtheit der Speziesmerkmale umfaßt[6]), so handelt es sich in der auf die Doppelzahl eingerichteten Generation gleichsam nur um eine Verstär-

1) Die Apogamie der Eualchimillen, l. c. pag. 108 ff.

2) Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung Antennaria. Kungl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar 1900, Bd. XXXIII, No. 5, pag. 20.

3) Über Parthenogenesis bei Thalictrum purpurascens. Ber. d. Deutschen Bot. Gesellsch. 1904, pag. 274.

4) Zunächst 1904 in einer vorläufigen Mitteilung und neuerdings ausführlich in: Die Tetradenteilungen bei Taraxacum und anderen Cichorien. Kungl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar 1905, Bd. XXXIX, No. 4.

5) l. c. pag. 112.

6) Vergl. Th. Boveri, Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns, 1904, pag. 15 ff. und E. Strasburger, Typische und allotypische Kernteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. 1905, Bd. XLII, pag. 49, 60.

kung der Wirkung. Wäre diese nicht notwendig, so ließen sich kaum alle die apogamen Einrichtungen begreifen, die dahin gehen, der diploiden Generation der Pflanzen bei Ausschaltung der Befruchtung die Doppelzahl der Chromosomen zu beschaffen.

Ich gab zu Beginn dieses Aufsatzes schon an, daß auch die Makrosporen der Sporokarpien, die ich unter der Bezeichnung Marsilia Drummondii von R. v. Wettstein aus Wien, und, als von Ferdinand v. Müller gesammelt, aus Kew erhielt, sich als apogam erwiesen. Das Studium der Prothallium- und Keimbildung an diesen Makrosporen, das erst nach Abschluß der am Goebelschen Material ausgeführten Beobachtungen erfolgte, lieferte keine neuen Tatsachen und bedarf hier daher nicht der Erörterung. Bemerkt sei nur, daß auch an diesen Makrosporen, die tatsächlich mit den Goebelschen übereinstimmten, die Archegonien geschlossen blieben und ihre Kanalzellen nicht entleerten. Wo ein Keim aus dem apogamen Ei sich entwickelt hatte, konnten neben ihm die desorganisierten Kanalzellen stets nachgewiesen werden und erleichterten infolge ihrer stärkeren Lichtbrechung und Farbenspeicherung das Auffinden der Stelle im Prothallium an der sich der Archegoniumhals befand. Die Kernspindeln im Keim und im Prothallium führten dieselbe Zahl von Chromosomen, die sich auf 32 abzählen, beziehungsweise abschätzen, ließ.

Die Sporokarpien von Marsilia vestita, die W. R. Shaw [1]) 1898 im hiesigen Institut untersuchte, hatten keimfähige Mikrosporen, die ergiebig Spermatozoiden produzierten, enthalten. In den Sporokarpien von Marsilia vestita, die ich von Douglas H. Campbell, so auch in denen, die ich aus dem Berliner Herbar erhielt, fand ich ebenfalls keimfähige Mikrosporen vor und die Makrosporen auf Befruchtung eingerichtet. Dasselbe Verhalten hatten die Sporokarpien von Marsilia vestita gezeigt, die Douglas H. Campbell [2]) 1892 in Kalifornien studierte, und jene, die mir A. A. Lawson aus Kalifornien mitbrachte. Auch die von W. R. Shaw stammenden Sporokarpien von Marsilia vestita, mit denen Alexander Nathansohn vornehmlich seine Versuche angestellt hat, bildeten keimfähige Mikrosporen, wie aus einigen dahin lautenden Angaben seines Aufsatzes hervorgeht.

In meinem gesamten Material von Marsilia vestita waren die aus den Makrosporen erzeugten Prothallien haploid und ihre Eier dem-

1) Über die Blepharoplasten bei Onoclea und Marsilia. Ber. d. Deutschen Bot. Gesellsch. 1898, pag. 177.

2) On the Prothallium and Embryo of Marsilia vestita. Proceedings of the California Acad. of Sciences 1892, pag. 181.

ntsprechend auf Befruchtung eingerichtet. Ich verweise auf die Bilder er Kernspindeln aus keimenden Makrosporen, die ich in den Fig. 43, 4, 45, 46 Tafel V abgebildet habe. Besonders belehrend ist die Kernpindel Fig. 43, die den oberen Teil der Innenzelle der Prothalliumnlage einnahm und der Bildung der flachen Deckzelle der Halsinitiale es Archegonium dienen sollte. Wie die erste Kernspindel des sich orwölbenden Innenraums der Spore, zeichnen sich auch die Kernspindeln der Prothalliumanlage, welche die Kerne für die Hüllzellen, die Halsnitiale und die Kanalzellen liefern, durch bedeutende Größe aus. Die 6 Chromosomen der Spindel sind dann unter Umständen stark distanert, so wie es unsere Fig. 44 zeigt. Im rechts gelegenen äußeren eile der dargestellten Spindel waren einige durchlaufende Fasern zu hen, die keine Chromosomen führten.

Sowohl die Sporokarpien von Marsilia vestita, die mir Douglas . Campbell gesandt hatte, als auch jene, die ich aus dem Berliner erbar erhielt, stammten aus dem Jahre 1892. Ein Teil der Früchte tte seine Keimfähigkeit bereits eingebüßt, ein anderer keimte nur noch nvollkommen, ein anderer endlich nach Wunsch. Das frische Lawsonsche aterial entsprach allen Anforderungen.

Höhere Temperaturen nach der Nathansohnschen Vorschrift rderten mehrfach die Keimung und steigerten die Zahl der erhaltenen eime. Dabei zeigte sich dann, daß diese Keime, trotzdem sie schlechterngs alle nur aus befruchteten Eiern hervorgegangen waren, nicht immer e gleiche Orientierung zur Achse der Makrosporen zeigten. Das Keimatt konnte annähernd quer oder schräg zu dieser Achse gestellt sein, auch in fast gerader Richtung fortsetzen. Auch regten höhere Tempeturen das Prothallium öfters zum Wuchern an, so daß auch Prothallien, e einen durch Befruchtung erzeugten Keim einschlossen, Bilder zu eten vermochten. ähnlich der Skizze, die A. Nathansohn für einen arthenogenetisch gebildeten Embryo“ von Marsilia vestita veröffentlht hat [1]).

Hierauf wurden aus verschiedenen Sporokarpien entnommene Makrooren, von den Mikrosporen getrennt, in Kultur genommen. Jeder rsuch umfaßte 100—150 Makrosporen. So wie A. Nathansohn es pfiehlt, setzten wir diese Makrosporen erst 24 Stunden lang einer mperatur von etwa 35° C aus und hielten sie dann weiter bei 27° C. — is so isolierten Makrosporen ging eine geringe Zahl von Keimen her, in einem Verhältnis, das von Versuch zu Versuch schwankte, sich

1) l. c. pag. 103.

im übrigen innerhalb der auch von A. Nathansohn angegebenen Werte hielt.

Abgesehen von der weit geringeren Zahl der Keime, ließen sich Unterschiede für die Zeit des Auftretens dieser Keime, ihre Ausbildung und die Entwicklung des Prothalliums gegen die bei höheren Temperaturen, in Gegenwart von Mikrosporen vorgenommenen Kulturen, nicht sicherstellen.

Ich zweifelte zunächst nicht daran, daß diese Keime ohne Befruchtung erzeugt worden seien und erwog die verschiedenen Möglichkeiten ihres Ursprungs. Daß echte Parthenogenesis hier im Spiele sei mußte auf Grund der bei den apogamen Marsilien gesammelten Erfahrungen von vornherein als sehr unwahrscheinlich gelten. Ebenso begegnete auch die Annahme einer apogamen Entwicklung aus einzelnen Prothallienzellen denselben Schwierigkeiten, da wir doch diese Zellen haploid befunden hatten. Da warf sich denn die Frage auf, ob nicht das Prothallium hier die Fähigkeit zu vegetativen Kernverschmelzungen besitze, ähnlich jenen, die in gewissen apogamen Farnen sich vollziehen. Es ließ sich ein ähnliches Verhältnis von Marsilia vestita zu den anderen apogamen Marsilien denken, wie von Nephrodium pseudo-mas var. polydactyla zu Nephrodium pseudo-mas var. cristata apospora. Während das letzte Nephrodium die Reduktionsteilung ausschaltet und diploide Prothallien erzeugt, bildet das erstere[1]), nach erfolgter Reduktionsteilung, haploide Prothallien, und hilft sich an letzteren dadurch, daß es Kerne benachbarter Prothallienzellen zur Verschmelzung bringt. Aus den mit diploiden Kernen so versehenen Zellen und Zellgruppen, die fortgesetzt entstehen, gehen dann die Adventivkeime hervor, zum Teil deren einzelne Glieder an zunächst getrennten Stellen. So wie das Bedürfnis der Ergänzung der Chromosomenzahl dort solche Vorgänge auslöst, könnte es sie auch in den Prothallien von Marsilia vestita veranlassen.

Nach all diesen Erwägungen war ich überrascht, daß mediane Längsschnitte durch isoliert erzogene Makrosporen von Marsilia vestita, wenn mit Keimanlagen versehen (Fig. 55, Tafel VI), durchaus die nämlichen Bilder mir zeigten, wie andere Makrosporen derselben Pflanze nach erfolgter Befruchtung. Der Keim war ebenso differenziert, ebenso durch eine Schicht abgeflachter, stark gedehnter Basalzellen von der Sporenhöhlung getrennt, letztere auch ebenso blasenförmig gegen den Keim vorgewölbt. Augenscheinlich führte ein solcher Keim seine Ent-

1) Vergl. Aufsatz von J. B. Farmer, J. E. S. Moore und Miss L. Digby Proceed. of the Royal Soc. 1903, Vol. LXXI, pag. 453.

tehung auf das Ei zurück. Kernteilungsfiguren lehrten, daß der Keim, vie zu verlangen, diploid war. Die Erwägung, ob nicht etwa ein benachbarter Kern hier in das Ei eingewandert sei oder die Teilungsprodukte des Eikerns sich zu einem diploiden Kern vereinigt hätten, wurde alsbald überflüssig, da es sich zeigte, daß der Keim tatsächlich einem Befruchtungsvorgang seine Entstehung verdankte.

So oft ich auch an den in scheinbar überaus sorgfältiger Weise solierten Makrosporen meiner Marsilia vestita einen Keim im Prothallium sah, konnte ich sowohl feststellen, daß der Archegoniumhals nicht geschlossen geblieben war, als auch in der Nähe des gebräunten Archegoniumhalses und in ihm selbst Spermatozoidenkörper auffinden.

Es stellte sich nunmehr heraus, daß eine so vollständige Lostrennung der Mikrosporen von den Makrosporen, wie sie notwendig wäre, damit auch nicht eine einzige von ihnen unbemerkt an einer Makrospore haften bleibe, keine durchaus so einfache Aufgabe ist. Eine jede Mikrospore produziert aber 36 Spermatozoiden, und kann somit das Ergebnis des Versuches schon stark beeinflussen.

Nunmehr erst wurden neue Isolierungen von Makrosporen ausgeführt unter Einhaltung aller nur möglichen Vorsichtsmaßregeln und mit Kontrollierung jeder einzelnen Makrospore und Durchmusterung des gesammten Bodens der Kulturschale bei starker Lupenvergrößerung.

Das Resultat war ein Ausbleiben jeglicher Keimbildung. Eine Anzahl von Prothallien begann zu wuchern, und man hatte auch wohl, bei Betrachtung der ganzen Makrospore unter dem Mikroskop, den Eindruck, als könne das Prothallium eine kugelige Keimanlage bergen. Längsschnitte lehrten dann aber stets, daß dieser dunkler erscheinende scheinbare Einschluß eine Ausstülpung der großen Sporenhöhle sei, die sich ähnlich in das wuchernde Prothallium vorwölbt, wie sie es sonst unter der Keimanlage tut. Im Prothallium selbst ließ sich die abgestorbene, in Desorganisation begriffene Eizelle auffinden.

In meinem Material von Marsilia vestita war somit weder „parthenogenetische“ noch selbst apogame Keimbildung nachweisbar. Was die abweichenden Ergebnisse bei Alexander Nathansohn veranlaßt hat, will ich dahingestellt sein lassen.

Alexander Nathansohn[1]) führt an, daß er zweimal aus wuchernden Prothallien von Marsilia vestita, deren Eizelle abgestorben war, etwa 2—3 Wochen nach der Aussaat „adventive Embryonen“ hervorgehen sah. Da die wuchernden Prothallien zu Marsilia vestita gehören sollten,

1) l. c. pag. 101.

und nach dem Ursprung des Materials, das von W. R. Shaw stammte, ist dies anzunehmen, so darf ihnen zunächst nur die haploide Chromosomenzahl zugesprochen werden. Damit wirft sich von neuem die Frage auf ob doch nicht unter Umständen in alternden haploiden Prothallien von Marsilien Verschmelzungen von Kernen benachbarter Zellen, ähnlich wie bei gewissen Farnen, adventive Keimbildung einleiten können. Nach A. Nathansohn[1]) soll auch Sadebeck Adventivkeime bei Pilularia beobachtet haben. Mit beiden Angaben ist zunächst wenig anzufangen, weil sie ohne eingehende Untersuchung des Keimursprungs gemacht sind. Ich habe aus wuchernden haploiden Marsiliaprothallien auch nach langer Kultur in keinem Falle Adventivkeime erhalten. Doch das ist ja zunächst nur ein negativer Erfolg, dem gegenüber positive Behauptungen ein ganz anderes Gewicht behalten. In meinen wuchernden haploiden Prothallien wurde die Zellenzahl und Zellengröße oft nicht unwesentlich vermehrt. Dabei konnte das abgestorbene Ei erhalten bleiben, der Archegonienbauch in die Breite oder Länge gedehnt werden. Oder das abgestorbene Ei schwand mehr oder weniger vollständig aus dem Prothallium und damit auch die Archegonienhöhlung. Die Vorwölbung der Zentralhöhlung der Makrospore in das wuchernde Prothallium konnte in manchen Fällen sehr stark werden. Die diesbezüglichen Kulturen fanden zum Teil in Warmhäusern, zum Teil auf dem Wärmeschrank bei etwas über 30 ° C statt.

Die von F. M. Bailey in Queensland gesammelten Sporokarpien die, als von Marsilia Drummondii stammend, in Kew aufbewahrt werden wuchsen, wie ich schon angab, in der Kultur zu Pflanzen aus, die sich als Marsilia elata A. Br. erwiesen. Das Verhalten der Sporen dieser Sporokarpien bei der Keimung stimmte durchaus mit jenem der M. vestita überein. Die Mikrosporen bildeten, soweit sie noch keimfähig waren Spermatozoiden; die keimfähigen Makrosporen hatten zu gewohnter Zeit ihre Archegonien gereift. Längsschnitte lehrten, daß der Hals solcher Archegonien sich öffnet und die verschleimten Kanalzellen entleert. Die Befruchtung und Keimbildung vollzieht sich wie bei M. vestita. Wirklich isolierte Makrosporen bleiben steril. Dabei erwies sich auch bei den Versuchen mit den Makrosporen dieser Art eine vorgenommene Isolierung gelegentlich als unvollkommen. Einige Prothallien produzierten Keime, von denen es also scheinen könnte, als seien sie „parthenogenetisch“ erzeugt. Durch eingehende Untersuchung der fixierten und mikrotomisierten Objekte konnte die Anwesenheit vereinzelter, der

---

1) l. c. pag. 119.

Schnitten anhaftender Spermatozoiden in allen solchen Fällen sicher-gestellt werden.

Schließlich führte ich auch mit genau dem nämlichen Ergebnis die Untersuchung mit keimenden Sporokarpien von Marsilia quadrifoliata durch, auf die ich nicht weiter einzugehen brauche.

Durch den Nachweis, daß die sich ohne Befruchtung weiterentwickelnden Eier von Marsilia Drummondii A. Br. diploid seien, war erst der eine Teil meiner Aufgabe gelöst. Nun galt es weiter festzustellen, wie und an welcher Stelle jene Reduktionsteilung ausgeschaltet wird, die für die Herstellung der halben Chromosomenzahl in dem Gametophyl dieser Pflanzen hätte sorgen sollen.

Um der Eigenschaften meines Materials sicher zu sein, mußte ich es aus den apogamen Makrosporen erst erziehen. Es gelang im Laufe eines Jahres solche Pflanzen so weit zu kräftigen, daß sie fruktifizierten.

Um eine sichere Grundlage für die Beurteilung der Entwicklungsvorgänge bei den apogamen Marsilien zu gewinnen, wandte ich aber meine Bemühungen erst den typischen zu.

Dem Entgegenkommen von Charles Joseph Chamberlain hatte ich es zu danken, daß ich auf Sporokarpienanlagen von Marsilia quadrifoliata nicht erst zu warten brauchte. Das von ihm fixierte und eingebettete Material wurde in Schnittserien zerlegt. Weiterhin konnte ich es durch selbsterzogene Früchte ergänzen.

Die ersten eingehenden Studien auf diesem Gebiete verdanken wir Edmund Russow[1]). Er unternahm sie an Pflanzen, die er als Marsilia Drummondii und M. elata bezeichnet. Die letzte diesbezügliche Arbeit rührt von Duncan S. Johnson her[2]). Die Zusammenstellung der Literatur wäre in dem Werke The Structure and Development of Mosses and Ferns von Douglas Haughton Campbell zu vergleichen[3]). Meinem Ziele entsprechend schränkte ich die eigene Untersuchung im wesentlichen auf die Teilungsvorgänge in den Sporenmutterzellen, sowohl Makro- als Mikrosporenmutterzellen, ein. Betreffs der Vorgänge, welche sich auf die Entwicklungsgeschichte der Makro- und Mikrosporangien beziehen, läßt sich auch heute noch auf die zu-

---

1) Vergleichende Untersuchungen . . . der Leitbündelkryptogamen etc. Mémoires de l'Acad. imp. des sciences de St. Petersburg 1872, VII^{e} série, Tome XIX, No. 1, pag. 42.

2) On the Development of the Leaf and Sporocarp in Marsilia quadrifolia. Ann. of Botany 1898, Vol. XII, pag. 119.

3) l. c. II. Aufl., 1905, pag. 434.

treffenden Schilderungen und Abbildungen bei Edmund Russow verweisen [1]). Erinnert sei also vornehmlich nur daran, daß die Anlage zum Makro- wie zum Mikrosporangium zunächst mit einer dreiflächig zugespitzten Scheitelzelle wächst. Die Makrosporangien treten früher auf und zwar in der Mittellinie jedes Sorus. Dann erst folgen an den beiden Seiten, absteigend, die Mikrosporangien. In den Makrosporangien weist die bevorzugte Makrospore eine nicht unbedeutende Größe bereits auf, wenn die Vierteilung der Mikrosporenmutterzellen sich einzustellen beginnt. — In der dreiflächig zugespitzten Scheitelzelle der Sporangienanlage tritt, nachdem sie die endgültige Zahl von Segmenten gebildet hat, eine zu ihrer gewölbten Scheitelfläche parallele Wand auf, durch welche eine obere tafelförmige und eine innere tetraëdrische Zelle entstehen. Durch antikline Teilungen baut sich weiter die einschichtige Sporangiumwand auf. Die tetraëdrische Innenzelle gibt, sich nach Art einer dreiseitigen Scheitelzelle zunächst weiter teilend, noch drei seitliche Segmente und eine obere Zelle ab. Damit ist die Anlage der Zentralzelle und der sie umgebenden Tapete vollzogen. Die Zentralzelle wird durch zwei Teilungsschnitte in vier nebeneinander liegende Zellen zerlegt und diese zerfallen dann in je zwei übereinander liegende Zellen. Die Tapetenzellen führen weiter antikline und perikline Teilungen aus, um sich in eine zwei-, stellenweise dreischichtige Hülle zu verwandeln. Der innere sporogene Zellkomplex, oder Archespor, verdoppelt hierauf seine vier unteren Zellen, für gewöhnlich gleich darauf auch seine vier oberen, so daß er 16zellig wird. Doch ist nicht ausgeschlossen, daß er 12zellig, ja 8zellig bleibt. Das Archespor wird inhaltsreich; seine Zellen wölben sich nach außen vor. Hierauf stellt sich das charakteristische Stadium der Synapsis in seinen Kernen ein. Seine Bedeutung sowie die der anknüpfenden Vorgänge will ich hier nicht erörtern. Alsbald beginnt der ganze Komplex der Tapetenzellen sich von der Sporangienwandung abzutrennen. Dann schwinden die Wände zwischen den Tapetenzellen und ihre Protoplasten verschmelzen miteinander, um die Plasmoidaltapete zu bilden, wie sie Goebel zu nennen vorschlägt [2]). In den das Archespor zusammensetzenden Makrosporenmutterzellen schreiten die Kerne durch das Knäuelstadium (Fig. 58 Tafel VI), die Diakinese (Fig. 59), die multipolare Spindel (Fig. 60) zur bipolaren Spindelbildung fort. So stellt sich eine schöne heterotypische Reduktionsspindel mit 16 Chromosomenpaaren her, so wie sie durch meine Figuren 61 und 62 Tafel VI in Seiten- und Polansicht vorgeführt wird. Die Polansicht

1) l. c. pag. 45 ff. und Tafel VI.

2) Organographie 1901, pag. 769.

ler Kernplatte in Fig. 62 gestattet leicht die Abzählung der Chromosomen. Während der Spindelbildung haben die Makrosporenmutterzellen sich abzurunden begonnen und mehr oder weniger schon voneinander getrennt. Ihre Abrundung und Trennung schreitet dann weiter fort, während das kernhaltige Plasmodium zwischen sie einwandert. Die für die Tochterkerne bestimmten und den Spindelpolen sich nähernden Chromosomen zeigt unsere Fig. 63 in Polansicht. Eine Scheidewand wird nach der ersten Kernteilung nicht gebildet, und die beiden Tochterkerne, die sich zur weiteren Teilung anschicken, erscheinen nur durch eine körnchenreichere Plasmazone voneinander geschieden. Die homöotypischen Kernspindeln, die nun auftreten, sind schlank und die paarebildenden Längshälften der Chromosomen in ihrer Äquatorialebene so orientiert, wie man es häufig bei diesem Teilungsschritt zu sehen pflegt. Unsere Fig. 64 führt nur eine der beiden Kernspindeln vor; die zweite lag tiefer, mit ersterer gekreuzt. In unserer Fig. 65 Tafel VI sind die Tochterchromosomen im Auseinanderweichen begriffen; ihre Zahl ist selbstverständlich 16 geblieben, und zeigt die links gelegene Tochterzelle sie deshalb nur in geringerer Menge, weil sie sich nicht sämtlich in dem gezeichneten Schnitt befanden.

Hinzugefügt seien hier zum Vergleich die Polansichten von Kernplatten in Fig. 67 und 68 Tafel VI, von denen die erstere der Tapete eines jungen Makrosporangiums, die letztere der Epidermis der ersten Blattanlage am Keime derselben Marsiliaart entnommen sind. Die diploide Chromosomenzahl läßt sich in beiden Figuren leicht abzählen.

Die sämtlichen Makrosporenmutterzellen führen die tetraëdrische Vierteilung aus durch simultane Ausbildung von sechs kreisquadrantischen Scheidewänden in den zwischen alle Kerne eingeschalteten Verbindungsfäden[1]). Diese Scheidewände werden hierauf verdickt, so daß der pyramidale Scheitel jeder der vier Sporen von einer gleichmäßigen primären Verdickungsmasse erfüllt wird. Dadurch erscheinen die Protoplasten von der gemeinsamen Mitte entsprechend zurückgedrängt[2]). Der Kern jeder Spore lag zunächst ihrer Außenseite genähert[3]). Er wanderte aber nach ihrem Scheitel, als deren Verdickung vollzogen werden sollte. Nur schmale Streifen der Wände, die den Kanten des pyramidalen Scheitels jeder Spore entsprechen, blieben von dieser Verdickung ausgeschlossen. Sie stellen Spalten in der primären Verdickungsmasse dar,

---

1) Zu vergleichen die entsprechenden Bilder zu Marsilia elata A. Br. Fig. 75—79 Tafel IV.

2) Fig. 77 Tafel VI.

3) Fig. 76 Tafel VI.

innerhalb der die drei Membranleisten angelegt werden, welche jede Spore sofort aufgesetzt erhält. Diese Leisten fallen infolge ihrer dunkleren Färbung als solche gleich auf. Sie speichern auch Farbstoffe auf und erscheinen in den Hämatoxylinpräparaten schwarz[1]). Die Höhe der Leisten nimmt gegen den gemeinsamen Mittelpunkt plötzlich zu. Sie sind es, die im optischen Durchschnitt das darstellen, was seinerzeit E. Russow[2]) als Stachelspitzchen bezeichnet hat. Sie gehören dem Exinium an, dessen Bildung durch sie eingeleitet wird.

Bekanntlich trennen sich die aus einer Mutterzelle hervorgegangenen Makrosporen nicht voneinander. Diese Verbindung beruht aber nicht, wie angegeben wird, auf einem Zusammenhang der „Stachelspitzchen", vielmehr der in den Scheiteln der vier Sporen erzeugten Verdickungsmassen, welche samt den sie durchsetzenden primären Scheidewänden der Auflösung widerstehen, während die gemeinsame äußere Mutterzellenwand schwindet. Um die eine der vier Sporen beginnt nunmehr die Bildung einer hyalinen Blase. Es handelt sich um die Ausscheidung einer flüssigen Substanz aus dem umgebenden Tapetenplasma[3]). Die Blase nimmt rasch an Größe zu, während der inhaltsarme Protoplast der Spore in seinem Wachstum hinter ihr zurückbleibt[4]). Er behält auch eine exzentrische Lage in der Blase, weil er dort mit den drei absterbenden und schrumpfenden Schwesterzellen zusammenhängt. Schließlich gelangt, wie bekannt, in jedem Makrosporangium nur eine einzige Spore zur Herrschaft. Ausnahmen mit mehr als einer Spore sind selten.

Auf einige noch nicht berührte Erscheinungen, die sich bei der Teilung der Makrosporenmutterzellen darbieten, sowie auf das weitere Wachstum der bevorzugten Makrospore und die Membranbildung, die sich an ihr vollzieht, will ich später eingehen.

Erst in solchen Sporokarpien, welche Makrosporen von ansehnlicher Größe schon enthalten, findet man in den Mikrosporangien die Mutterzellen in Teilung. Diese vollzieht sich im wesentlichen so wie in den Makrosporenmutterzellen, nur erscheinen die Kerne etwas weniger inhaltsreich. Die Zahl 16 ist für die Chromosomen unschwer nachzuweisen. Die Spindeln des zweiten Teilungsschrittes pflegen noch etwas schlanker als in den Makrosporenmutterzellen zu sein (Fig. 66 Tafel VI)

1) Fig. 78, 79 Tafel VI, Fig. 80 Tafel VII.

2) l. c. pag. 52.

3) Vergl. das II. Heft meiner Histologischen Beiträge: Über das Wachstum vegetabilischer Zellhäute, 1889, pag. 10, 34.

4) Fig. 79 Tafel VI, Fig. 80 Tafel VII.

Im Gegensatz zu den in einer Makrosporenmutterzelle erzeugten Enkelzellen, trennen sich, was ja auch hinlänglich bekannt, die vier Mikrosporen voneinander und die Produkte sämtlicher Mikrosporenmutterzellen kommen als Mikrosporen zur Ausbildung. Es können ihrer 16×4, also 64 in einem Mikrosporangium vertreten sein, doch vielfach auch weniger, wenn nämlich nicht 16, sondern nur 12, oder gar nur 8 Mutterzellen angelegt worden waren.

Was mir die in ihrer Bildung begriffenen Sporokarpien der Marsilia elata A. Br. darboten, welche ich aus dem in Kew befindlichen, 1892 von F. M. Bailey in Queensland gesammelten Material erzogen hatte, stimmte im wesentlichen mit Marsilia quadrifoliata überein. Das Synapsisstadium, das ich für die Makrosporenmutterzelle von M. quadrifoliata in meine Figuren nicht aufnahm, findet sich für die jetzt behandelte Spezies bei schwächerer Vergrößerung in Fig. 70a Tafel VI vorgeführt. Hierbei sei auf eine Erscheinung aufmerksam gemacht, die auch bei der anderen Spezies auffällt, daß nämlich der synaptisch zusammengezogene Kerninhalt, fast stets nach der Tapetenseite gekehrt ist. Die Anlage der Faserspindel wird in den Sporenmutterzellen dieser Spezies extranuklear und zwar in besonders instruktiver Weise vollzogen. Zu der Zeit, da der Mutterzellkern in das Knäuelstadium eintritt, werden nämlich, mehr oder weniger weit voneinander entfernt, zwei zarte Faserbüschel im Cytoplasma sichtbar (Fig. 71 und 72 Tafel VI). Der Kern ist im allgemeinen der einen Seite der Zelle genähert, während an der entgegengesetzten die Fasergarben von der Hautschicht ausgehen. An dem fixierten Material springen die Einfügungsstellen der Fasern oft nach außen vor, augenscheinlich deshalb nur, weil sie der übrigens nur schwachen Kontraktion des Zelleibes bei der Fixierung entgegenwirkten. Das ist an den beiden Figuren 71 und 72 auch zu sehen. Die Strahlen der beiden Büschel sind gegeneinander gerichtet, zeigen aber eine mehr oder weniger starke Ablenkung nach der Kernoberfläche. Paul Denke[1]) stellte im Bonner botanischen Institut, bereits eine nicht unähnliche extranukleare Anlage der Kernspindeln für die Sporenmutterzellen von Selaginellen fest, wobei ihm die nicht geringe Übereinstimmung der Vorgänge mit den von F. Hermann[2]) für die Spermatozyten von Salamandra geschilderten auffiel. Nur die bei Salamandra vorhandenen individualisierten Centrosomen sind

---

1) Sporenentwicklung bei Selaginella. Beihefte z. bot. Zentralbl. 1902, Bd. XII, pag. 187.

2) Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. Arch. f. mikrosk. Anat. 1891, Bd. XXXVII, pag. 569.

bei Selaginellen nicht nachzuweisen, ebenso wie sie auch bei Marsilien fehlen.

Im Gegensatz zu Marsilia quadrifoliata bleibt bei dieser Spezies die äußere Tapetenschicht oft längere Zeit erhalten und an der Sporangiumwand haften (Fig. 70a, 75, 76 Tafel VI), an der sie erst weiterhin zusammenschrumpft (Fig. 80 Tafel VII).

In unserer Fig. 70 Tafel VI ist in einer Tapetenzelle eine Kernspindel zu sehen. Diese Kernspindel sowohl, wie die in Fig. 69 Tafel VI dargestellte stärker vergrößerte, welche ich einer zur erster Teilung sich anschickenden makrosporangialen Zentralzelle entnommen habe, wiesen die diploide Chromosomenzahl auf. Ich zählte in Polansichten auch bei dieser Species 32 Chromosomen ab. Dagegen ist in den Kernspindeln der Makrosporenmutterzelle, sowohl beim ersten wie beim zweiten Teilungsschritt, wieder die Zahl 16 sicherzustellen (Fig. 73, 74a und 74b Tafel VI). Die Reduktionsspindel der Makrosporenmutterzelle (Fig. 73 unten) zeigte sich typisch ausgestaltet; die Spindeln des zweiten Teilungsschrittes (Fig. 74a) waren fast ebenso schlank wie jene von Marsilia quadrifoliata, doch ließen sie sich an ihren Enden weniger weit verfolgen.

In den Mikrosporangien der Marsilia elata wiederholen sich die für ihre Makrosporangien geschilderten Entwicklungsvorgänge, wobei die besonders schlanke Gestalt der Kernspindeln wieder auffällt. So bei der Reduktionsspindel, die ich in Fig. 84 Tafel VII dargestellt habe. Auf die erste Kernteilung folgt die zweite, worauf die tetraëdrische Anlage der Mikrosporen und ihre weitere Ausgestaltung ganz so wie bei Marsilia quadrifoliata sich vollzieht. Dann schließt die reife Frucht eben so gut entwickelte Mikrosporen ein, wie das Sporokarpienmaterial, welches ich aus Kew erhielt. Allein die von den klimatischen Verhältnissen Australiens stark abweichenden Bedingungen, unter welchen die Pflanze bei der Topfkultur in unseren Breiten zu wachsen hat, üben augenscheinlich besonders leicht einen störenden Einfluß auf die Mikrosporenentwicklung aus. Denn zahlreiche Mikrosporen schlagen fehl, ohne ihre Reife zu erlangen. Sie umgeben sich mit der Spezialmembran, diese verdickt sich auch, doch zugleich beginnt der Protoplast zu schrumpfen. So liegen denn zusammengesunkene Mikrosporen innerhalb größerer, von der Plasmodialtapete umhüllter Höhlungen. Unter Umständen bildet die Plasmodialtapete noch mehr oder weniger vollkommene Perinien um die Höhlungen aus.

Eine Pflanze, die ich als Marsilia Drummondii aus dem botanischen Garten zu Kew erhielt, bildete ebenso auffällig langgestielte Früchte aus, wie unsere aus den F. M. Baileyschen Sporokarpien erzogenen

Individuen. Auch im ganzen Habitus ähnelten diese Pflanzen einander sehr. Da sich die Entwicklungsvorgänge innerhalb der Früchte ebenfalls deckten, so stehe ich nicht an, die mir aus Kew gesandte Pflanze für Marsilia elata A. Br. zu halten. Diese Pflanze dürfte vielleicht in Kew aus denselben Sporokarpien erzogen worden sein, die ich der dortigen Sammlung verdanke. Die Kernspindeln erwiesen sich in den Mutterzellen ihrer Sporen als haploid, sie stimmten mit den Kernspindeln unserer aus den Baileyschen Sporokarpien erzogenen Pflanzen gleichzeitig darin überein, daß sie weniger schlank als die Kernspindeln von M. quadrifoliata waren und an den Enden früher als jene aufhörten. Das betreffende Exemplar bildete verhältnismäßig viel gute Mikrosporen in seinen Früchten aus.

Da eine Marsilia hirsuta R. Brown in unserem Garten zu fruchten begann, zog ich sie auch in den Kreis meiner Untersuchungen. Diese Spezies wird in einer Mehrzahl von Exemplaren seit langer Zeit schon in unserem botanischen Garten gezogen. Ihren Ursprung kenne ich nicht, doch ist es wahrscheinlich, daß sie mein Vorgänger J. v. Hanstein, den die Befruchtung und Entwicklung der Gattung Marsila[1]) seinerzeit beschäftigt hatten, und der diesen Pflanzen daher ein besonderes Interesse entgegenbrachte, mit anderen Marsilien aus dem Berliner botanischen Garten bezog. Die genannte von Robert Brown zuerst beschriebene Spezies ist über einen großen Teil von Neuholland verbreitet. Die Sporenentwickluug vollzieht sich bei ihr so wie bei M. quadrifoliata, in haploider Weise. Die Kernspindeln in den Sporenmutterzellen sind schlank, und die Chromosomen an ihnen, zu mindestens in den von mir untersuchten Fällen, verhältnismäßig dünn. Die Kernplatten erscheinen daher weniger angefüllt. Das erweckte in mir bei Seitenansicht der Kernspindeln zunächst die Vorstellung, es könnte eine Art mit weniger Chromosomen, als ich bisher gefunden hatte, vorliegen. Das ist aber nicht der Fall. Polansichten der Kernplatten lehrten, daß auch diese Art an der haploiden Zahl von 16 Chromosomen festhält, einer Zahl, die mir im Resultat bei allen untersuchten Marsiliaarten entgegentrat.

Anders nun waren die Entwicklungsvorgänge in den Sporokarpien, welche die Marsilia Drummondii A. Br. bildete, die ich aus den Goebelschen Früchten erzogen hatte. Abweichungen vom typischen Verhalten zur Ermöglichung von Apogamie hatte ich hier zu gewärtigen, doch die Art und Weise, wie sie sich äußern würden, konnte ich schwerlich voraus-

1) Jahrb. f. wiss. Bot. 1865, Bd. IV, pag. 197.

sehen. Die Anlage der Makrosporangien folgte zunächst der gewohnten Bahn. Das hielt so bis zur Anlage der Sporenmutterzellen an. Hier fiel mir auf, daß kleinere Zahlen als 16 häufiger vorkommen, gelegentlich es sogar bei einer Vierzahl der Mutterzellen bleiben kann (Fig. 85 Tafel VII). Die Kerne der Sporenmutterzellen beginnen alsdann die üblichen Vorbereitungen zur heterotypischen Teilung zu treffen. Es stellt sich Synapsis ein, meist auch mit Bevorzugung der nach außen gekehrten Kernseite für die Ansammlung. Weiter folgen die Knäuelstadien, denen unterscheidende Merkmale sich noch nicht abgewinnen lassen, es sei denn, daß manche Kerne inhaltsreicher als andere erscheinen. Erst in der Diakinese fällt es auf, daß ein Teil der Kerne eine größere Zahl gesonderter Elemente an seiner Wandung aufweist als ein anderer, und daß diese Elemente zugleich kürzer und dicker sind. Einen Kern mit so vermehrter Zahl der Elemente führt unsere Fig. 86 Tafel VII vor. Diese Erscheinung wird dadurch verursacht, daß die homologen Chromosomen nicht paarweise verbunden bleiben. Sie hören augenscheinlich auf sich gegenseitig stärker anzuziehen, rücken auseinander, wobei sie die erwähnte Gestaltsänderung erfahren. Aus der Zählung der gesonderten Chromosomen ergibt sich die diploide Zahl. Richtet man sein Augenmerk nunmehr auf die fertigen Kernspindeln, so fällt sofort auf, daß sie untereinander nicht übereinstimmen. Ein Teil von ihnen ist schlank und weist eine geringere Zahl von Elementen in der Kernplatte auf (Fig. 87 Tafel VII), ein anderer Teil ist dicker und mit einer deutlich größeren Zahl von Kernplattenelementen ausgestattet (Fig. 93, 94 Tafel VII). Den Figuren der ersteren Kategorie kommt entweder der typische Bau von Reduktionsspindeln zu (Fig. 87, 88), oder ihr normales Aussehen wird durch eine frühzeitige Trennung der Chromosomen mehr oder weniger zahlreicher Paare in Richtung der Pole gestört (Fig. 90 Tafel VII). So gibt sich hier, wenn auch etwas später, die geschwächte Anziehung unter den homologen Chromosomen zu erkennen. Daß die Zahl der Paare an diesen Reduktionsspindeln 16 beträgt, läßt sich bei alledem nachweisen und in typischen Fällen (Fig. 89 u. 91 Tafel VII) sicherstellen. In den dickeren Spindeln fällt die bedeutendere Breite der Kernplatte und die größere Zahl der sie aufbauenden Elemente, ohne weiteres in die Augen. Bekommt man solche Kernplatten vom Pol aus zu sehen (Fig. 95, 96 Tafel VII), so kann man an der diploiden Zahl der Chromosomen in ihnen nicht mehr zweifeln, wenn auch sichere Abzählungen oft Schwierigkeiteu bereiten. Es handelt sich in den betreffenden Fällen somit um Kernspindeln, die dem Typus der typischen Kernteilung angehören, wenn auch dieser Typus in ihnen nicht immer zu

ganz reinem Ausdruck gelangt. Tatsächlich waren ja diese Kerne zu-
ächst in heterotypische Prophasen eingetreten und mußten sie über-
inden, um in die typische Bahn einzulenken. Die Seitenansicht dieser
ach typischer Art ausgebildeten Kernspindeln weist im übrigen einige
erschiedenheiten auf. Sie können so spitz endigen wie in Fig. 92
afel VII, oder kegelförmig an den Polen abgerundet sein, entsprechend
er Fig. 93, oder wie in Fig. 94 tonnenförmige Gestalt besitzen und
anz stumpf abschließen. Die Gestalt der Kernplatte ist auch nicht
bereinstimmend. Öfters sind die Chromosomen kurz, dick und so zu-
ammengedrängt, daß man sie in der Seitenansicht der Kernspindel kaum
useinander halten kann (Fig. 93), oder sie haben die Gestalt längerer,
ekrümmter Stäbchen, die sich leichter einzeln verfolgen lassen (Fig. 92).
nter Umständen sind die beiden Längshälften eines Chromosoms so
neinander gefügt, wie sonst die ganzen Chromosomen in den Paaren,
as der Kernplatte ein ähnliches Aussehen wie in Reduktionsspindeln
erleiht (Fig. 97 Tafel VIII). In manchen Fällen wirft sich die Frage
uf, ob eine Kernplatte nicht auch gemischten Bau haben könne und
b nicht einzelne ihrer Elemente Chromosomenpaare, andere zu Paaren
ereinigte Längshälften von Chromosomen darstellen. Die gleichmäßige
erteilung der Spaltungsprodukte auf die Tochterkerne könnte dann
ventuell Aufgabe der beginnenden Anaphase sein. Die Chromosomen
ller diploiden Kernplatten müssen in letzter Instanz ihre Längsspaltung
o durchgeführt haben, wie es für die typische Kernteilung sich gehört.
ine mehr oder weniger weitgehende Trennung der Längshälften, verbunden
it ihrer verschiedenen Ausgestaltung, veranlaßt die Mannigfaltigkeit
er Bilder. Der Vergleich mit einer typischen Kernspindel (Fig. 98
afel VIII) die einem zweizelligen Archespor des Makrosporangiums der-
elben Pflanze entnommen wurde, zeigt die vorhandenen Abweichungen. Da-
ei sei von der Besonderheit der Faserspindel abgesehen, die in diesem
um Vergleich herangezogenen Falle fast kugelige Gestalt besaß und
uffallend klein erschien, im Verhältnis zu der Größe der Zelle der
ie angehörte. In gewohntem Aussehen treten uns in Fig. 99 Tafel VIII
ie beiden typisch sich teilenden Kerne von zwei Tapetenzellen eines
Iakrosporangiums entgegen.

Sind die beiden Tochterkerne in der Makrosporenmutterzelle ange-
gt, so läßt sich dieser nicht ansehen, ob sie auf heterotypischem oder
pischem Wege ihren Teilungsschritt vollzog. Die Tochterkernspindeln
eisen dann aber bald wieder deutlich die haploide oder die diploide
hromosomenzahl auf. Die haploiden Kernspindeln gleichen den von
Iarsilia quadrifoliata und M. elata uns schon bekannten, die diploiden

sind von zitronenförmiger Gestalt (Fig. 100, 101 Tafel VIII). Dabe schließt die Gruppierung der Chromosomen in der Kernplatte oft wiede nahe an jene in homöotypischen Kernspindeln an (Fig. 100). Ich möchte vermuten, daß es der Einfluß des umgebenden Cytoplasma ist, der di Chromosomen in dieselben Lagen bringen möchte, welche sie bei hetero typischer Teilung in dem nämlichen Medium einnahmen. Im übrige kommen auch andere Anordnungen der Chromosomen hier vor, wi das unsere Fig. 101 Tafel VIII beispielsweise zeigt.

Die tetraëdrische Teilung der Mutterzelle wird nach Anlage de Enkelkerne in gewohnter Weise vollzogen und es stellt sich dann auch wie sonst, die Anlage einer Mehrzahl von Makrosporen und die baldig Förderung einer einzigen unter ihnen ein. Die diploide Zahl der Chromo somen lenkt also den Gang dieser Entwicklung nicht von dem ererbte Wege ab.

Das Verhältnis, in welchem man haploide und diploide Kerne i den Sporenmutterzellen antrifft, schwankt je nach den untersuchten Indi viduen der Pflanze und bei einem gegebenen Individuum öfters auc je nach dem Sporokarp. Die Mehrzahl der aus den Goebelsche Sporokarpien erzogenen Pflanzen bildete vorwiegeud diploide Makro sporen aus. Manche Individuen erzeugten solche fast ausschließlic Im allgemeinen konnte man darauf rechnen, diploiden Makrosporen i einem Sporokarp um so häufiger zu begegnen, je geringer die Zahl de Sporenmutterzellen war, die man in den Makrosporangien angelegt sa In Zusammenhang damit konnte es auch auffallen, daß Mutterzellen, di diploide Kerne bergen, sich öfters durch bedeutende Größe von de haploiden auszeichnen. Es blieb aber durchaus nicht ausgeschlosse daß zu 16 angelegte Mutterzellen gewohnter Dimensionen zu diploide Teilung schritten. Öfters ließ sich auch feststellen, daß verspäte Makrosporangien dazu neigen, zur haploiden Entwicklungsform zurück zukehren. Im allgemeinen fällt auf, daß der Eintritt in den diploide Entwicklungsgang auch die Gleichzeitigkeit der Zustände in den Makro sporangien stört. In haploiden Arten, wie Marsilia quadrifoliata od M. hirsuta, folgen die einzelnen Teilungsstadien einander im allgemeine a tempo; in diploiden Arten halten die Vorgänge in den Makrospora gien nur bis zur Synapsis gleichen Schritt, weiterhin kann man ab neben Makrosporenmutterzellen, welche die tetraëdrische Teilung scho ausführen oder bereits ausgeführt haben, andere antreffen, welche im erste Teilungsschritt stehen. Solche Abweichungen sowie eine herabgesetz Mutterzellenzahl legen es dem Beobachter gleich nahe, Diploidie in d von ihm untersuchten Frucht zu erwarten.

Die Neigung zur Haploidie herrscht dann in den Mikrosporangien auch in diesem Falle vor (Fig. 102 Tafel VIII), ohne Diploidie damit auszuschließen. Im allgemeinen wird die Anlage von 16 Mutterzellen wieder bevorzugt, was an sich, wie schon bemerkt, die Haploidie jedenfalls fördert. Doch kommen auch Anlagen von weniger als 16 Mutterzellen nicht eben selten vor, damit wohl im Zusammenhang die diploide Zahl (Fig. 16). Diese kann sich aber auch bei Vorhandensein von 16 Mutterzellen einstellen. Andererseits sind mir gelegentlich haploide Kernspindeln selbst in solchen Mikrosporangien begegnet, die nur vier Mutterzellen angelegt hatten. Eigentümlich verhielten sich in meinen Kulturpflanzen die darauf folgenden Zustände. Die Mikrosporenmutterzellen vermochten nicht einmal ihre erste Teilung auszuführen. Mit Anlage der Kernspindel war ihre Entwicklungsenergie erschöpft. Der Umstand, daß in den haploiden Kernspindeln der Mikrosporenmutterzellen sehr häufig solche vorzeitige Trennungen der Chromosomenpaare sich vollziehen (Fig. 102), wie ich sie in Makrosporenmutterzellen schon geschildert habe, erweckt die Vorstellung, diese könnten die Schuld an dem Ausbleiben der Kernteilung tragen. Doch das mag dahingestellt bleiben. In allen Fällen tritt alsbald eine Schrumpfung der Mutterzellprotoplasten ein. Bei Beginn derselben umgibt sich der Protoplast meist mit einer Membran (Fig. 104), die weiterhin nicht unmerkliche Dicke erreichen kann (Fig. 105). Es erinnert das an Vorgänge, die sich in den Pollenmutterzellen mancher apogamer Eualchimillen abspielen [1]), neuerdings auch für die ebenfalls apogame Wikstroemia indica von Hans Winkler beschrieben werden [2]). In so umhüllten Mikrosporenmutterzellen unserer Marsilia war der im Spindelstadium verharrende Kern weiterhin nachweisbar (Fig. 104, 105 Tafel VIII).

Im wesentlichen ganz ebenso wie die aus den Goebelschen Sporokarpien erzogenen Pflanzen verhielten sich die, welche ich aus den Früchten erzielte, die Ferdinand v. Müller 1894 gesammelt und nach Kew gesandt hatte. Die Goebelschen Sporokarpien stammten ja ebenfalls von Ferdinand v. Müller her und gehörten tatsächlich derselben Spezies an, die das Material für Kew lieferte. Die Mikrosporenmutterzellen auch aller der aus den Kewschen Sporokarpien erzogenen Exemplare von Marsilia Drummondii A. Br. blieben nach Anlage der ersten Kernspindel in der Entwicklung stehen. Zu berück-

1) Vergl. meinen Aufsatz über die Apogamie der Eualchimillen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, Bd. XLI, pag. 97.

2) Botanische Untersuchungen aus Buitenzorg II. Ann. du jad. bot. de Buitenzorg, 2e Sér., Tome V, 1906, pag. 223.

sichtigen bleibt dabei freilich, daß meine sämmtlichen Marsilien annähernd denselben Bedingungen bei ihrer Kultur in unserem botanischen Garten ausgesetzt waren, und daß diese hemmend auf die Mikrosporenbildung bestimmter Arten wirken konnten. Machten sich doch solche Einflüsse, wenn auch in geringerem Maße, auf die nicht apogame Marsilia elata A. Br. geltend. Hingegen war das nicht der Fall für unsere Marsilia quadrifoliata und für M. hirsuta, ungeachtet letztere, gleich M. Drummondii und M. elata eine neuholländische Art darstellt. Übrigens sind mir auch bei Marsilia quadrifoliata in den Mikrosporenmutterzellen, hingegen nicht in den Makrosporenmutterzellen, Reduktionsspindeln mit zerstreuten Chromosomen vorgekommen, gewissermaßen als erstes Anzeichen der bei der Gattung so verbreiteten Schwächung der männlichen Bildungstendenzen. Besondere Sorgfalt wenden wir erst seit zwei Jahren unseren Marsilia-Kulturen zu. Möglicherweise werden wir noch bessere Bedingungen für Fruchtbildung erzielen, wenn uns längere Erfahrung zu Gebote steht, und es gelingt den klimatischen Verschiedenheiten, welche die einzelnen Arten verlangen, sich mehr anzupassen.

Nicht anders als die vorgenannten verhielten sich die Pflanzen von Marsilia Drummondii A. Br., die ich aus den Wiener Früchten erzog, die mir R. v. Wettstein gesandt hatte. Die Makrosporenmutterzellen erwiesen sich als fast durchweg diploid, die Mikrosporenmutterzellen haploid. Letztere blieben wiederum auf dem Stadium der Reduktionsspindel stehen. Um die Höhlungen, welche die geschrumpften Körper der Mikrosporenmutterzellen einschlossen, schritt die Plasmodialtapete hin und wieder zur Anlage eines Periniums.

Eine Überraschung war es für mich in den Sporokarpien, die eine uns aus Rom gesandte Marsilia Drummondii in unserem Garten bildete, eine Anzahl gut ausgestalteter Mikrosporen zu finden. Die Pflanze glich in ihrem Aussehen durchaus den Exemplaren, die wir aus den Goebelschen und den aus Kew erhaltenen, v. Müllerschen Sporokarpien erzogen hatten. Da mußten also doch wohl auch innere Dispositionen mitgewirkt haben, um diese Verschiedenheiten zu veranlassen, da die betreffenden Pflanzen denselben Bedingungen ausgesetzt waren. Die äußeren Einflüsse wirkten jedenfalls aber mit, da tatsächlich die Originalsporokarpien von Goebel und die v. Wettsteinschen ebenfalls eine größere oder geringere Zahl gut ausgebildeter Mikrosporen einschlossen. Am wenigsten solcher fand ich in den v. Müllerschen Sporokarpien aus Kew. Wie in den erstangeführten Original-Sporokarpien, so waren auch in den an der römischen Pflanze bei uns erzogenen, einzelne Mikrosporangien zu finden, deren Inhalt ausschließ

h aus normal aussehenden, schwarzbehäuteten, fast runden Mikro-
oren, deren Zahl zwischen 32 und 64 schwankte, bestand; andre
ikrosporangien führten außer solchen normal aussehenden, auch kleinere
ungefärbte, mehr oder weniger eingestülpte Mikrosporen. Die vor-
egende Mehrzahl der Mikrosporangien war mit geschrumpften gelb-
aunen Mikrosporenmutterzellen erfüllt. Zwischen letzteren weisen
lche Mikrosporangien stets gelbbraune rundliche Gebilde auf, von
eit geringerer, wechselnder Größe, die aus dem unverbrauchten kern-
ltigen Tapetenplasma hervorgehen und sich ebenso wie entleerte Mikro-
oren oder Mikrosporenmutterzellen im umgebenden Wasser mit Gallert-
llen umgeben. Aus den normal aussehenden Mikrosporen meiner
mischen Pflanze gelang es mir aber ebensowenig Spermatozoiden zu
halten, wie aus dem Goebelschen, Kewschen und Dielschen Material.

Die Untersuchung junger Sporokarpien meiner römischen Pflanze
igten die Makrosporenmutterzellen fast durchweg diploid. Die Mikro-
orenmutterzellen waren haploid mit schlankeren, doch in geringer
hl auch diploid mit dickeren und kürzeren Kernspindeln. Die
ntwicklung der haploiden blieb wiederum auf dem Stadium der
eduktionsspindel im allgemeinen stehen. Doch bildeten einzelne
krosporangien eine Ausnahme von diesem Verhalten. Die Neigung
r diploiden Mikrosporenmutterzellen ihre Entwicklung fortzusetzen
nien jene der haploiden zu überbieten. Es ist somit nicht unwahr-
heinlich, daß zu mindest ein Teil der zur fertigen Ausbildung ge-
ngenden Mikrosporen diploid ist.

Für eine Anzahl von Marsilien, die in unserem Garten schon lange
Kultur sind und die nunmehr als M. macra A. Br. bestimmt und
nit auch als einer neuholländischen Art angehörend erkannt wurden,
ß sich ebenfalls diploide Sporenbildung nachweisen. Bei der Unter-
chung reifer Sporokarpien fanden sich gut ausgebildete Makrosporen,
ngegen nur mißgebildete Mikrosporenanlagen. Letztere entsprachen
nerseits verkümmerten ungeteilten Mutterzellen, andererseits zu vier
sammenhängenden, dabei oft ungleich großen, abgestorbenen Sporen,
er endlich auch getrennten Sporen, welche schrumpften, ohne ihre
ife zu erlangen. Zwischen solchen abgestorbenen Anlagen lagen die
n uns schon erwähnten körnigen Gebilde.

Die Mehrzahl der Kernspindeln in den Makrosporenmutterzellen
ser Marsilia macra war diploid. Damit ging Hand in Hand die Ver-
iedenheit der Mutterzellenzahl und die Ungleichzeitigkeit der Teilungs-
gänge. In Fig. 106 Tafel VIII bringe ich eine haploide Reduktions-
ndel aus einer Makrosporenmutterzelle unserer Pflanze zur Darstellung,

in Fig. 107 eine entsprechende Kernspindel mit nicht reduzierter Chrom somenzahl. In Fig. 108 ist die Kernplatte einer solchen Spindel schräger Ansicht vorgeführt. Eine Reduktionsspindel mit zerstreut Chromosomen, wie sie auch hier oft zu beobachten war, habe ich Fig. 109 gezeichnet. Sehr auffällig waren in den Makrosporenmutt zellen dieser Marsilia macra die Strahlungen in der Anaphase der erst Teilung ausgebildet (Fig. 110 u. 111 Tafel VIII). Sie waren, wie unse Figuren deutlich zeigen, nicht auf den Spindelpol zentriert, sonde nach der Außenseite des ganzen Tochterchromosomkomplexes gericht Die Polansichten solcher Tochterkernanlagen ließen oft besonders lei die diploide Zahl der Chromosomen sicherstellen (Fig. 112). Mehr Male, jedenfalls häufiger als bei anderen Marsiliaarten, sind mir dieser Art dreipolige Spindeln in den Makrosporenmutterzellen begegnet. Die Mikrosporenmutterzellen sind wieder fast durchweg haploid. brachten es an unseren beiden fruktifizierenden Stöcken meist wie nicht über das erste Spindelstadium. Ein Teil von ihnen trat in weit Entwicklungsvorgänge ein, doch ohne bis zur Ausgestaltung normal a sehender Mikrosporen zu gelangen.

Zwei kräftige Exemplare von Marsilien, welche die Bezeichnu M. Drummondii trugen, die eine schon lange in unserem Garten, andere aus dem botanischen Garten von Göttingen, dorthin wohl a aus unserem Garten geliefert, verhielten sich im wesentlichen so die eben geschilderte M. macra. Bestimmt wurden sie als die australische Marsilia Nardu A. Br. (M. Drummondii orientalis). Un Bonner Exemplar zeigte mehr haploide Kernspindeln in seinen Sp angien als das Göttinger, gleichzeitig bedeutende Neigung zur Dispers der Chromosomen innerhalb der haploiden Kernspindeln. Jedenf handelte es sich bei allen Marsilien, für die ich bisher diploide Spor mutterzellen nachweisen konnte, um neuholländische Arten. Bei Marsi arten anderer Kontinente gelang mir das zurzeit nicht, doch habe ihrer auch weniger untersucht. Daß aber auch nicht alle neuholländisc Marsilien die Fähigkeit zur diploiden Sporenbildung erlangt haben, zeigten mir Marsilia elata und M. hirsuta, zum mindesten die von untersuchten Pflanzen. Ganz normalgeschlechtlich scheint auch die holländische Marsilia salvatrix Hanstein gewesen zu sein, bei der J. v. H. stein die Bildung der Spermatozoiden, das Sichöffnen des Archegoni halses und die Befruchtung seinerzeit studierte[1]). Denn nur eine ein

1) Die Befruchtung und Entwicklung der Gattung Marsilia. Jahrb. f. wiss. 1865, Bd. IV, pag. 196.

igabe von Hanstein bietet eventuell Anknüpfung für die Vorstellung, ß auch sein Untersuchungsmaterial nicht ganz frei von diploiden akrosporen gewesen sei. Er schreibt nämlich: „Der Halskanal der fruchteten Archegonien bräunt sich meist sehr bald, der der unbefruch- en meist gar nicht oder spät. Doch habe ich auch unbefruchtete Arche- nien lange ungebräunt bleiben sehen und sie für befruchtet gehalten, s das Schwellen des Keims das Gegenteil bewies." Jetzt würde selbst- rständlich der Wunsch nach der Feststellung bestehen, ob an solchen gebräunt gebliebenen Archegonien sich der Hals überhaupt geöffnet be, und ob nicht apogame Keimbildung vorliege[1]).

Meine Untersuchungen ergaben, daß auch jene neuholländischen rsiliaarten, welche diploide Makrosporen bilden, in einer größeren er geringeren Zahl von Makrosporenmutterzellen haploide Kernspindeln legen. Es eröffnet damit sich die Möglichkeit, daß fertige Sporokarpien ben diploiden Makrosporen auch haploide führen können. Voraus- setzt nun, es gelänge so ausgestalteten Pflanzen auch keimfähige krosporen zu reifen, so wäre nicht ausgeschlossen, daß bei der Aus- t sowohl auf apogamem, als auch auf geschlechtlichem Wege Keim- ge entständen. Es gelang mir nicht, einen solchen Fall anzutreffen, s sich aber hinlänglich aus dem Umstande erklärt, daß mir keine orokarpien apogamer Arten in die Hände kamen, deren Mikrosporen imfähig gewesen wären. Also nur beim Studium der aus den Makro- oren dieser Sporokarpien sich bildenden Prothallien hätten mir haploide rne, falls vorhanden, auffallen können. Das ist nun kein einziges l geschehen. Nur an einem jungen Prothallium, das sein Ei bereits gelegt hatte, dem aber die Kanalzelle noch fehlte, studierte ich längere it die Kernspindel einer Hüllzelle, im Zweifel verbleibend, ob sie loid oder haploid sei. Ihre Kernplatte war im Profil zu sehen und ie sichere Entscheidung über die Chromosomenzahl schwer an ihr zu ffen. Einen zweiten für Chromosomenzählung geeigneten Teilungs- stand führte dieses Prothallium nicht. Ich hätte es überhaupt ohne here Entscheidung beiseite legen müssen, wären Anknüpfungspunkte eine solche nicht der Kerngröße abzugewinnen gewesen. Ich zeichnete sämtlichen Kerne dieses Prothalliums und verglich sie mit den rnen anderer, sicher diploider Prothallien desselben Entwicklungs- standes. Ein entsprechender Entwicklungszustand muß es sein, den n in Vergleich zieht, weil die Kerne einer Prothalliumanlage während

1) l. c. pag. 224.

der rasch aufeinander folgenden Teilungen, die sich in ihr vollziehen, a Größe abnehmen, bis sie einen gewissen Durchmesser erreicht habe Das hängt damit zusammen, daß sie nicht allein Chromosomen führe sondern auch Nährstoffe, mit welchen der Makrosporenkern reich au gestattet ist und die auf seine Nachkommen verteilt werden. Ich komm auf diese Erscheinung später zurück. Hier sei nur festgestellt, daß a den Messungen der Kerne sich ergab, daß auch dieses eine Prothalliu über dessen Chromosomenzahl ich im Zweifel blieb, in der Kerngrö mit anderen gleichalterigen Prothallien übereinstimme, aus dem Ve gleich sich somit keine Anhaltspunkte für seine etwaige haploide Nat ergaben.

Da mein Material von Marsilia Drummondii durchweg nur diploi Prothallien aus seinen Makrosporen bildete, so fiel die Möglichkeit f mich weg, die Größe etwaiger haploider Prothalliumkerne bei dies Art zu messen und einen Vergleich mit ihnen anzustellen. Hingeg war das möglich bei Heranziehung anderer Marsiliaarten, die haploi Prothallien aufweisen.

Es mußte uns bei Betrachtung junger Prothallienanlagen v Marsilia Drummondii und von M. vestita bereits auffallen, wie weser lich verschieden ihre Größe ist. Wir können uns das auch sofort v gegenwärtigen, indem wir einen Blick auf unsere Fig. 15 Tafel III u Fig. 43 Tafel V werfen, die annähernd den gleichen Entwicklun zustand der Prothallien beider Arten im Längsschnitt vorführen. No lehrreicher ist die Gegenüberstellung der Querschnitte Fig. 20 Tafel I und Fig. 50 Tafel V, die beide das reife Prothallium in Höhe d Eikerne trafen. Der Größenunterschied, den die Kerne der die Zentr zelle umgebenden Prothalliumzellen zeigen, ist ganz bedeutend und b deutender noch dieser Unterschied für die beiden Eikerne. Die größer Kerne sind diploid, die kleineren haploid. Allein das könnte immerl eine andere Ursache als deren diploide und haploide Natur haben u durch die spezifische Verschiedenheit der beiden Spezies, die versch denen Gruppen der Gattung angehören, bedingt sein. Allein ganz d selben Größenunterschiede im weiblichen Prothallium verraten diploide Marsilia Drummondii und die haploide Marsilia elata A. B ungeachtet sie beide der Gruppe der M. Drummondii angehören u sehr nahe miteinander verwandt sind. Der haploide Querschnitt d Marsilia vestita (Fig. 20 Tafel IV) könnte fast als ein solcher von Ma silia elata gelten. Zum Zwecke des Vergleichs habe ich eine größe Zahl von Messungen bei Marsilia Drummondii und M. elata vorg nommen, und zwar damit völlig Entsprechendes einander gegenüb

gestellt werde. an eben solchen Querschnitten fertiger Prothallien wie sie durch meine Figuren 20 Tafel IV und 50 Tafel V vorgeführt werden. Stets wählte ich dabei jenen Schnitt der Serie aus, der die Mediane des Eikerns in sich faßte. Den Schnitt zeichnete ich mit Hilfe der Kamera bei 1600facher Vergrößerung und führte dann die Messungen an der Zeichnung aus. Dabei ergab sich für die Prothallienkerne der Marsilia Drummondii (von Goebel erhaltenes Material) im Durchschnitt ein Durchmesser von 0,013 mm. für jene der M. elata (Material von Bailey gesammelt aus Kew) von 0,008 mm. Der Eikern der ersten Art wies im Durchschnitt einen Durchmesser von 0,031 mm auf, jener der zweiten Art von 0,017 mm. Der radiale Durchmesser der mit diploiden Kernen versehenen Prothalliumzellen war etwa um ein Drittel größer als jener, die haploide Kerne führten; der Durchmesser der diploiden Eier überstieg um etwa ein Viertel den der haploiden. Abgesehen von dem, was uns an diesen Messungen am meisten interessiert, daß sie uns nämlich einen leicht nachweisbaren Größenunterschied zwischen den apogamen und den auf Befruchtung eingerichteten Eiern der Marsilien ergaben, hat dieser lehrreiche Fall auch die allgemeine Tragweite, daß er uns die Größenbeziehungen zwischen Zellleib und Chromosomenzahl der Kerne von neuem zeigt. Die auffälligen Nukleolen, die jeder Prothalliumkern in Mehrzahl führt, zeigen auch deutlich an, daß die diploiden Kerne reicher an dieser Substanz sind als die haploiden. Daß diploide Kerne sich auch in den Makrosporenmutterzellen durch reicheren Inhalt auszeichneten, habe ich schon früher erwähnt.

Wenn es mir auch in meinem ausschließlich diploiden Material von Marsilia Drummondii nicht gelang auf Befruchtung eingerichtete haploide Prothallien anzutreffen, so geht andererseits doch aus den Ergebnissen meiner Untersuchung über Makrosporenbildung hervor, daß solche sehr wohl möglich bei dieser Art sind. Das läßt zum mindesten sich annehmen, da man doch Makrosporenmutterzellen mit haploiden Kernen antrifft. Nur unter der Voraussetzung, daß bei Marsilia Drummondii aus solchen haploiden Mutterzellen unter dem Einfluß bestimmter Verhältnisse, oder wenn besondere Rassen oder Individuen vorliegen, entwicklungsfähige Makrosporen hervorgehen, läßt sich der Ausfall der W. R. Shawschen Versuche[1]), über die ich schon berichtet habe, begreifen. Die Mikrosporen des W. R. Shawschen Materials bildeten Spermatozoiden. Angenommen nun, seine Sporokarpien enthielten außer apogamen Makro-

1) Bot. Gazette 1892, pag. 114.

sporen auch auf Befruchtung eingerichtete, so mußte die Zahl der erzeugten Keime in den Versuchen verschieden ausfallen, je nachdem sie mit isolierten Makrosporen, oder bei Anwesenheit von Mikrosporen ausgeführt wurden. Von isolierten Makrosporen konnten nur die apogamen zur Keimbildung schreiten, von nicht isolierten die apogamen und die befruchteten. Die Zahl der apogamen Makrosporen dominierte allem Anschein nach in dem W. R. Shawschen Material, welches somit sich nur gradweise von dem meinigen unterschied. — Von 62 isolierten Makrosporen erhielt W. R. Shaw 33 Keime, also im Verhältnis von 53 auf 100; von 101 nicht isolierten Makrosporen 69 Keime, also 69 Proz. Die Zahlen, um die es sich handelt, sind zwar für weitgehende Schlußfolgerungen zu klein, jedoch immerhin zu brauchen, da es sich um mehrere Versuche mit Sporen verschiedener Sporokarpien handelte und der Ausfall immer gleichsinnig blieb. — Ich erwähnte schon, daß die W. R. Shawsche Mitteilung, er habe seine Sporokarpien aus Kew erhalten, für mich Veranlassung war, mir aus Kew Untersuchungsmaterial zu erbitten. W. R. Shaw schrieb mir, sein Material sei nach Kew von Ferdinand v. Müller eingeliefert worden, dasselbe gilt auch von der einen Sorte Sporokarpien, die ich unter der Bezeichnung Marsilia Drummondii aus Kew bekam. Da aber die Sporokarpien meiner Sendung keine Spermatozoiden bildeten, so frägt sich sehr, ob sie einer und derselben Sendung F. v. Müllers entstammen. Das mir zur Verfügung gestellte Material hatte F. v. Müller im Jahre 1894 gesammelt. W. R. Shaw führte seine Untersuchungen im Jahre 1896, ich in dem verflossenen Jahre 1905 und in diesem aus. Da entsteht die Frage, ob nicht zwei Jahre nach dem Einsammeln der Sporokarpien ihre Mikrosporen noch keimfähig waren, im Laufe der elf Jahre aber ihre Keimfähigkeit einbüßten. Es könnte ja möglicherweise die Keimfähigkeit der apogamen Sporen bei dieser Art länger andauern als die der haploiden. So nahe eine solche Annahme liegt, so ist sie in diesem Falle doch nicht gerade sehr wahrscheinlich, denn auch die von L. Diels im Jahre 1901 gesammelten Sporokarpien derselben Marsiliaart waren ohne keimfähige Mikrosporen, während andererseits die Früchte der haploiden Marsilia elata A. Br., die F. M. Bailey im Jahre 1892 in Neuholland gesammelt hatte, unter genau den gleichen Aufbewahrungsbedingungen in Kew die Keimkraft ihrer Mikrosporen bewahrten. Statt somit zu der Hypothese zu greifen, daß diploide Sporen in derselben Frucht länger entwicklungsfähig bleiben als die haploiden, ist es zunächst richtiger, in Erwägung zu ziehen, ob nicht W. R. Shaw eine andere Marsilia aus der Gruppe der Drummondii als ich in Händen hatte, oder nur eine Form der M. Drummondii, deren Verhalten von jener meiner

ormen abwich. Alexander Nathansohn gibt von einem Teil der porokarpien von „Marsilia Drummondii“, die er in seinen Versuchen nutzte, an[1]), daß sie von W. R. Shaw stammten. Es hätte möglicherise der Rest des Materials aus Kew sein können, mit dem W. R. Shaw n Jahre 1896 experimentierte. Leider geht Alexander Nathansohn f die Keimfähigkeit der Mikrosporen dieser von ihm 1900 verwendeten porokarpien nicht ein. Aus seinen über das Verhalten isolierter Makroporen gemachten Angaben lassen sich auch anderweitige Schlüsse auf e etwaige Identität unserer Materialien nicht ziehen. W. R. Shaw hat iner Mitteilung über „Parthenogenesis“ bei Marsilia keine Figuren beifügt, aus denen ich nach dem Größenverhältnis der Kerne jetzt ein rteil über deren diploide oder haploide Natur mir bilden könnte. Sollte e schon einmal zitierte Mitteilung von W. C. Coker[2]) über den ucleus der Sporenhöhlung in den Prothallien von Marsilia, der eine bbildung beigefügt ist, sich wirklich auf Marsilia Drummondii beziehen, müßte aus der Figur auf haploide Chromosomenzahl geschlossen werden. enn der Eikern ist zu klein, als daß er diploid sein könnte. Der angegebenen Vergrößerung nach hätte er überhaupt nur einen Durchesser von etwa 0,012 mm aufzuweisen gehabt; doch legt der Vergleich it meinen Figuren auch sonstiger Marsiliaarten die Annahme nahe, daß ne zu hohe Vergrößerungsziffer in diesem Falle angegeben ist.

Da meine apogamen Pflanzen außer diploiden auch haploide porenanlagen bildeten, so hätte es, wie schon erwähnt, an sich nichts erraschendes, wenn es Pflanzen, selbst von Marsilia Drummondii A. Br. ibe, aus deren Sporokarpien sowohl apogame als auch sexuelle Pflanzen rvorgehen könnten. Wer etwa in Zukunft über solches Material rfügen sollte, hätte auch darauf zu achten, ob nicht die sexuell erugten Pflanzen dazu neigen, vorwiegend haploide, die apogam entandenen vorwiegend diploide Sporen zu bilden.

Ich habe die ungeschlechtliche Keimbildung, die ich für Marsilia rummondii A. Br. feststellen konnte, als Apogamie bezeichnet und cht als Parthenogenesis: es fragt sich auch hier wieder, mit welchem echte. Indem ich diesen neuen Fall den apogamen Vorgängen reihe, bleibe ich nur den Prinzipien treu, die mich auch in meiner chimillenarbeit geleitet haben und die mich veranlassen, den Schwerpunkt der Erscheinung in die ausbleibende Reduktion der Chromosomen-

1) l. c. pag. 105.
2) Bot. Gazette 1903, pag. 137.

zahl zu verlegen. Hans Winkler bekämpft auch in seiner letzten Arbeit „über Parthenogenesis bei Wikstroemia indica (L.) C. A. Mey" diesen meinen Standpunkt[1]) und entwickelt dann des weiteren die Ansichten, die er sich über Befruchtungsbedürftigkeit, Befruchtungsfähigkeit der Eier, Apogamie, die Ursache und Auslösung der Parthenogenesis, die Bedeutung der Reduktion der Chromosomenzahl und das Wesen der Chromosomen gebildet hat. Auf eine erneute Behandlung dieser Fragen sehe ich hier um so weniger Grund einzugehen, da Hans Winkler nicht mit neuen Tatsachen operiert, sondern nur seine Ansichten über alle diese Dinge entwickelt. Ich beschränke mich hier daher nur darauf, einigen Angaben, auf die Hans Winkler sich stützt, entgegenzutreten, wobei ich mich zum Teil auch auf neue, durch diese Arbeit geförderte Tatsachen berufen kann.

Ich hätte, meint Hans Winkler[2]), „als Beweis" für meine Ansicht, „daß nur das ein echtes Ei sei, das die haploide Chromosomenzahl besitze", nichts weiter angeführt. Es erschien mir selbstverständlich, daß das Ei mit diploider Chromosomenzahl ein rein vegetativer Körper sei. Darin möchte Hans Winkler eine Überschätzung der Bedeutung erblicken, die die Chromosomenzahl für den physiologischen Charakter der Zelle hat. So könnte man im besonderen auch Fälle im Pflanzenreich anführen, wo eine spontane Vermehrung der Chromosomenzahl erfolgt[3]). Dahin gehöre die von Guignard entdeckte und von Sargant und Mottier bestätigte plötzliche Vermehrung der Chromosomenzahl von 12 auf 16—30 im unteren Kern der keimenden Makrospore von Lilium Martagon, ferner der von Němec geführte Nachweis, daß in verwundeten Wurzeln von Farnen und von Allium Cepa hyperchromatische Kerne entstehen, deren reicher Chromatingehalt auf dem Besitz der zwei- bis vierfachen der normalen Chromosomenmenge beruhe. Zu diesen Angaben über spontane Vermehrung der Chromosomenzahl und den daraus gezogenen Schlüssen möchte ich nun zunächst bemerken, daß es wohl etwas mißlich ist, sich auf ganz ungewohnte oder gar pathologische Erscheinungen zu stützen, um aus ihnen Gesichtspunkte genereller Art abzuleiten. Ausnahmefälle verlangen zunächst selber der Aufklärung, die auf umgekehrtem Wege anzustreben ist, wobei man sich durch allgemein verbreitete Vorgänge leiten lassen soll. Der hier gegen mich erhobene Einwand e

1) Botanische Untersuchungen aus Buitenzorg II. Ann. de Jardin Bot. de Buitenzorg, 2e sér., Tom. V, 1906, pag. 234.

2) l. c. pag. 237.

3) l. c. pag. 241.

innert mich zunächst an jenen der mich in Oxford im Jahre 1894, in einer Sitzung der British Association for the Advancement of Science[1]) im Laufe der Diskussion traf, ich dürfe der Chromosomenzahl keine so große Bedeutung beilegen, da in den Eiern von Oomyceten und von Vancheria zahlreiche Kerne verschmelzen, um den Eikern zu bilden, mit welchem nur ein Spermakern sich vereinigt. Ich erwiderte darauf, diese scheinbar widersprechenden Fälle verlangten noch der Aufklärung, und diese brachte späterhin eine überaus wichtige Bestätigung der Ansichten, welche ich vertrat. Sie zeigte nämlich, daß in diesen ungewohnten Fällen besondere Vorgänge einsetzen, um den Eikern auf die Einzahl zu beschränken und so den beiden kopulierenden Geschlechtskernen die gleiche Chromosomenzahl zu sichern. Ebenso hat es sich seitdem gezeigt[2]), daß bei der „doppelten" und „dreifachen" Befruchtung der Florideen in Wirklichkeit sich nur einmal die Befruchtung durch Vereinigung eines Spermakerns und eines Eikerns vollzieht und daß eine weitere Verschmelzung des so erzeugten Keimkerns mit Auxiliarkernen nicht erfolgt. Für das ganz vereinzelte Verhalten des unteren Embryosackkerns von Lilium, der unvermittelt mit vermehrter Chromosomenzahl in Teilung eintritt, habe ich bereits nach einer provisorischen Erklärung gesucht, die, wie mir scheint, Berücksichtigung verdient. Sie ist jedenfalls berechtigter als das umgekehrte Verfahren, diesen Ausnahmefall als Beleg dafür anzuführen, daß ich die Bedeutung der Chromosomenzahl überschätze. Ich habe darauf hingewiesen[3]), daß im Embryosack von Lilium ein besonderer Fall vorliegt, aus dem sich vielleicht auch das besondere Verhalten des unteren Embryosackkerns ableiten ließe. Die Embryosackmutterzelle von Lilium wird unmittelbar zur Embryosackanlage. Infolgedessen gelangt in das untere Ende dieser Anlage als erster Antipodenkern nicht ein Kern, der einem typischen Teilungsschritt seine Entstehung verdankt, sondern ein Kern, der aus der Reduktionsteilung hervorging. In diesem Kerne ist aber die Längsspaltung der Chromosomen schon für den nächsten Teilungsschritt vorbereitet, so daß bei geförderter Er-

---

1) Ich hielt damals den Vortrag über periodische Reduktion der Chromosomenzahl im Entwicklungsgang der Organismen. Vergl. für den damaligen Stand dieser Frage auch meinen Aufsatz über Periodische Reduktion der Chromosomenzahl im Entwicklungsgang der Organismen. Biol. Zentralbl. 1894, Bd. XIV, pag. 861 ff.

2) Fr. Oltmanns, Zur Entwicklungsgeschichte der Florideen. Bot. Ztg., I. Abt. 1898, pag. 99.

3) Die Apogamie der Eualchimillen etc. Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, Bd. XLI, pag. 142.

nährung, im Antipodenkern auch wohl diese Längshälften sich in den Prophasen trennen und eine zweite selbständige Längsspaltung ausführen könnten. Für die von B. Němec beobachtete Chromosomenvermehrung in Kernen dekapitierter Wurzeln, gibt dieser selbst nur Wahrscheinlichkeitserklärungen [1]). Den von ihm Versuchten könnte auch noch eventuell die Annahme hinzugefügt werden, es könne Hypertrophie Längsteilungen der Chromosomen veranlassen, ohne daß diese von Kernteilung gefolgt seien.

Hans Winkler wäre geneigt, den von mir eingenommenen Standpunkt als berechtigt anzuerkennen [2]), wenn sich zeigen ließe, daß den mit unreduzierter Chromosomenzahl ausgestatteten Eiern sowohl die Befruchtungsbedürftigkeit wie auch die Befruchtungsfähigkeit abgehen. Ich glaube, daß die „parthenogenetischen" Marsilien eine ziemlich bündige Antwort auf eine so formulierte Frage erteilen. Womit kann nämlich das apogame Ei einer Marsilia besser beweisen, daß es weder befruchtungsbedürftig noch befruchtungsfähig ist, als daß es den Spermatozoiden den Eintritt in das Archegonium unmöglich macht? Während ein die reduzierte Chromosomenzahl führendes Ei die Kanalzellen zur Verquellung bringt, dadurch ein Öffnen des Archegoniumhalses bewirkt und dann chemotaktisch die Bewegungsrichtung der Spermatozoiden beeinflußt, fällt dieses alles bei dem diploiden Ei hinweg. Die Kanalzellen verquellen nicht, der Archegoniumhals öffnet sich nicht, eine Ausscheidung von Stoffen, welche die Spermatozoiden sonst anlocken, findet allem Anschein nach nicht statt. Die diploide Chromosomenzahl bedingt es also, daß im Ei das Befruchtungsbedürfnis sich nicht einstellt und damit auch der Reiz wegfällt, der die Tätigkeiten sonst auslöst, welche die Befruchtung vorbereiten. Also kommt doch wohl eine grundsätzliche Bedeutung an dieser Stelle der Tatsache zu, daß nicht die einfache, sondern die doppelte Chromosomenzahl im Kern vertreten ist. Die Angaben von Alexander Nathansohn über Einwirkung höherer Temperaturen auf die keimenden Makrosporen von Marsilia hat Hans Winkler etwas zu früh für seine Ansichten verwertet [3]).

Während Hans Winkler keinen hohen Wert auf die Zahl der Chromosomen legen möchte, tut es die Natur, zum mindesten im Pflanzenreiche, denn es ist mir zurzeit noch kein Fall bekannt, in welchem die diploide Generation einer Pflanze sich mit der einfachen Chromosomenzahl begnügt hätte. Da in der einfachen Chromosomenzahl alle Erb-

1) Studien über die Regeneration 1905, pag. 209.
2) l. c. pag. 239.
3) l. c. pag. 241.

einheiten des betreffenden Organismus vertreten sind, so kann es sich in den doppelchromosomigen Kernen nur um eine Verstärkung der Wirkung handeln, die allem Anschein nach nötig ist, um die der betreffenden Generation zukommenden Entwicklungsvorgänge auszulösen. Sonst würden die Pflanzen sich wohl alle die Tätigkeiten sparen, mit denen sie einsetzen, um der diploiden Generation für die apogame Entwicklung die doppelte Chromosomenzahl zu sichern. Bei jenen niederen pflanzlichen Organismen, welche zwar schon geschlechtlich differenziert sind, die aber aus dem Befruchtungsprodukt noch nicht eine besondere Generation ausgestaltet haben, die vielmehr die Keimung der Zygote gleich mit einem Reduktionsvorgang einleiten, ist demgemäß Parthenogenesis sehr leicht. Ein Ulothrix- oder Spirogyragamet enthält dieselbe Chromosomenzahl wie der Ulothrix- oder Spirogyrafaden; wenn also die Befruchtung unterbleibt, braucht nur die Reduktionsteilung ausgeschaltet zu werden, für die Bedürfnisse der einzigen, die Pflanze repräsentierenden haploiden Generation ist unter allen Umständen gesorgt. — Dagegen wird der pflanzliche Gametophyt durch diploide Kerne an der Äußerung seiner spezifischen Gestaltung nicht gehindert. Das wissen wir bereits von der Prothalliumbildung apogamer Phanerogamen, das zeigen die bekannten diploiden Farnprothallien, das lehrt von neuem der Fall der apogamen Marsilien. Diesem Umstand ist wohl zuzuschreiben, daß auch solche Fälle im Entwicklungsgang der Pflanzenwelt sich einstellen konnten, wie Dictyotaceen sie darbieten, daß nämlich die aus dem Befruchtungsprodukt hervorgegangene diploide Generation die Gestalt der haploiden einfach wiederholte[1]).

Um für weitere Beurteilung der Sachlage eine generelle Basis zu gewinnen, wollen wir die apogamen Vorgänge bei Pteridophyten zunächst noch einer Durchsicht unterwerfen.

Da würden am nächsten an die Apogamie der Marsilia jene Fälle bei den Filices anzuschließen sein, wo es zur Anlage von Sporangien an dem Sporophyten zwar noch kommt, diese jedoch auf ihren ersten Entwicklungsstufen in Prothallien auswachsen. Daß solche Prothallien doppelchromosomig sind, läßt sich nicht bezweifeln. Beschrieben haben ihre Bildung bei verschiedenen Farnen vornehmlich Ch. F. Druery, F. O. Bower und W. G. Farlow. Die Literatur ist des näheren angeführt in einem Aufsatze von K. Goebel[2]), auf den ich alsbald zurück-

1) Vergl. meinen Aufsatz: Zur Frage eines Generationswechsels bei Phäophyceen. Bot. Ztg., II. Abt. 1906, pag. 1.

2) Aposporie bei Asplenium dimorphum. Flora 1905, Bd. XCV, pag. 239, Anm. 1.

komme. Bis jetzt liegen für Farne noch keine Berichte über Sporenbildung in Sporangien ohne Reduktionsteilung, wie wir sie bei Marsilien kennen gelernt haben, vor, und somit auch nicht Angaben über Prothalliumbildung aus diploiden Sporen und über Keimanlage aus ebensolchen unbefruchteten Eiern. Diese Prothalliumbildung aus Sporangienanlagen, die gegen Marsilia um eine Stufe weiter in den Sporophyt zurückgreift, ist aber für uns nur um so instruktiver. — Noch nähere Verbindung mit dem Sporophyt stellt der Vorgang her, wenn er uns das direkte Auswachsen der Blattränder eines Farnes in Prothallien vorführt. Besondere Aufklärung über solche Erscheinungen verdanken wir Miss L. Digby[1]). Sie führte ihre Untersuchungen an Nephrodium pseudo-mas Rich. var. cristata apospora Druery aus. Es handelt sich um eine sehr variable Spezies, wie in dem Aufsatz betont wird, die fast alle Grade von Aposporie und Apogamie aufweist, „ausgenommen echte Parthenogenesis". Die Prothallien gehen unvermittelt aus Randzellen von Blattfiedern hervor, die in Teilung eintreten. Die Teilungszustände der Kerne in den Prothalliumzellen lehren, daß diese Kerne doppelchromosomig sind, sowie die Kerne der diploiden Generation, aus der sie vorgingen. Die Zahl ihrer Chromosomen wurde auf annähernd 50 bestimmt. Unregelmäßige Ausbildung der so entstandenen Prothallien ist nicht gerade selten, doch herrschen die normal ausgestalteten vor, so daß hier ein weiteres Beispiel dafür vorliegt, daß die doppelte Chromosomenzahl eine haploide Generation nicht an ihrer normalen Ausgestaltung zu hindern braucht. Zur Ausbildung des Gewebepolsters, aus dem die Archegonien hervorgehen, brachten es diese Prothallien nicht, wohl aber trugen sie häufig Antheridien. An der Stelle, wo sonst das mehrschichtige Gewebepolster auftritt, war meist eine Keimanlage zu erblicken. Sie stellte einen vegetativen Auswuchs des Prothalliums vor und vollzog allmählich ihre Sonderung. Die nötige Doppelzahl von Chromosomen stand ihr, wie dem apogamen Keim der Eualchimillen, Taraxacum, Thalictrum, Marsilia zur Verfügung.

An den blattbürtigen Prothallien von Nephrodium pseudo-mas var. cristata apospora, die Miss L. Digby untersuchte, fanden sich nur Antheridien vor. Wie diese ausgebildet waren, geht aus der bisherigen Veröffentlichung noch nicht hervor. Spermatozoiden mit doppelter Chromosomenzahl wären eine recht kuriose Erscheinung. Da für die apogamen Phanerogamen und Marsilia Drummondii Eier mit doppelter

---

1) On the Cytology of Apogamy and Apospory II. Preliminary Note on Apospory. Proceedings of the Roy. Soc. 1905, Bd. LXXVI, pag. 463.

romosomenzahl nachgewiesen sind, so wären ja immerhin auch solche ermatozoiden denkbar. Ihre Ausbildung stieße jedenfalls auf weniger hwierigkeiten, als die von Mikrosporen und Pollenkörnern, deren Anlage unmittelbar an die Reduktionsteilung anschließt. Bei Asplenium dimorum, wo K. Goebel vor kurzem[1]) eine ganz ebensolche Prothalliumdung aus Blatträndern, wie die für Nephrodien geschilderte, beobachtet t, waren auch Archegonien an den Prothallien zu finden, sogar häufiger Antheridien. Antheridien und Archegonien zeigten sich im übrigen norm gebaut, und fiel die bedeutende Größe der Antheridien auf[2]), ja wohl durch die Doppelzahl der Chromosomen in den Kernen ranlaßt war. Keimpflanzen gelang es aus diesen Prothallien nicht erziehen. Ihre Geschlechtszellen waren eben, wie sich K. Goebel sdrückt, „minderwertig"; zu vegetativer Keimbildung konnte sich das othallium andererseits nicht entschließen.

Von Interesse ist zu notieren, daß während die aus den Blattndern von Nephrodium pseudo-mas var. cristata apospora erzeugten othallien fast ausnahmslos auf den sonst Prothallien zukommenden ewebebau beschränkt blieben, in die ebenso entstandenen Prothallien n Nephrodium pseudo-mas Rich. var. polydaktyla Wills. ein Gefäßndelstrang aus dem Blättchen sich fortsetzte[3]). Ganz allmähliche ergänge des Blattbaues in das Prothallium beobachtete K. Goebel i seinem aposporen Asplenium dimorphum[4]), was lehrt, daß bei lcher vollständiger Ausschaltung der Sporangien- und Sporenbildung, an der Grenze der beiden aufeinander folgenden Generationen, zu ner Vermischung der Merkmale sogar kommen kann.

Wie wir andererseits jetzt auch wissen, sind normal angelegte othallien mancher Farne, die somit haploide Kerne führen, befähigt, h durch Kernverschmelzungen diploide Kerne zu verschaffen, und n diesen aus vegetativ in die Bildung der diploiden Generation eintreten. Zu dieser Angabe, die als „Preliminary Note on Apogamy" n J. B. Farmer, J. E. S. Moore und Miss L. Digby, 1903 verentlicht wurde[5]), fügt jetzt Miss. L. Digby noch hinzu[6]), daß nicht niger als 73 % der untersuchten jungen Prothallien von Nephrodium

1) Aposporie von Asplenium dimorphum, Flora 1905, Bd. XCV, pag. 239.
2) l. c. pag. 242.
3) C. Digby, l. c. pag. 467.
4) l. c. pag. 240.
5) On the Cytology of Apogamy and Apospory. I. Preliminary Note on ogamy. Proceedings of the Royal Soc. 1903, Vol. LXXI, pag. 453.
6) l. c. pag. 467.

pseudo-mas var. polydactyla die genannte Erscheinung zeigten. S wiesen Stadien des Durchwanderns von Kernen in benachbarte Prothallium zellen auf, welche dadurch zweikernig wurden

Was soll nun in diesem Wechsel der Erscheinungen noch a Parthenogenesis und was bereits als Apogamie gelten, wenn man sich nic auf den Standpunkt stellen will, den ich in dieser Frage einnehm Dadurch, daß ich den Schwerpunkt in den diploiden Charakter des d Keim bildenden Protoplasten hier verlege und die Entwicklung a ihm als Apogamie bezeichne, gewinne ich ein auf alle Fälle anwen bares Kriterium. Und nur von einem solchen aus lassen sich allg meine Begriffsbestimmungen vornehmen. Würde ein haploides, son auf Befruchtung eingerichtetes Marsilia-Ei mit seiner einfachen Chr mosomenzahl in die Keimbildung eintreten, so wäre das Parthenogenes Sie würde eine solche, meiner Auffassung nach, auch bleiben, we ein solches Ei die Ergänzung seiner Chromosomenzahl, nach dem f bestimmte Tiere angegebenen Muster, aus seinem haploiden Zellke in der Weise vornehme, daß es die Tochterchromosomen seines erst Teilungsschrittes zu einem diploiden Zellkern vereinigte. Als ap gamer, die Befruchtung ersetzender Vorgang müßte es hingeg schon gelten, wenn ein haploides Ei sich die Ergänzung seiner Chr mosomen durch Aufnahme eines benachbarten somatischen haploid Kernes verschafft und dann erst in Entwicklung tritt. Verschmelzung von zwei somatischen Kernen wie sie in haploiden Prothallien s unter Umständen vollziehen, würden einen weiteren Schritt auf dies Bahn sich diploide Kerne in einer haploiden Generation für Anla der diploiden zu beschaffen, darstellen.

In einer Zusammenstellung recenter Arbeiten über Parthenogn bei Pflanzen äußerte sich Augustin de Candolle[1]) dahin, daß in Fäll wo die Zelle, welche in Entwicklung eintritt, die Eizelle und nicht e Nucellarzelle ist und ohne Befruchtung den Keim bildet, doch w der Vorgang als Parthenogenesis zu bezeichnen sei[2]). Ich gebe durcha zu, daß man sich auf diesen Standpunkt stellen kann. Dann läßt n sich eben allein durch die morphologische Ausgestaltung des in Fra stehenden Gebildes bestimmen, sieht von der anderen morphologisch Tatsache, auf die ich Nachdruck lege, nämlich der nicht reduzier Chromosomenzahl, die, wie wir sahen, sogar Größenzunahme des a

1) La Parthénogenèse chez les Plantes d'après les travaux recents. A des sc. phys. et nat. 1905, 4e sér., Tome XIX, pag. 259.

2) l. c. pag. 267.

amen Eies bei Marsilia bewirkt, ab, und beachtet auch die physio-
gischen Eigenschaften dieses Gebildes nicht, das weder befruchtungs-
edürftig noch befruchtungsfähig ist, die Aufnahme eines Spermakerns
eder braucht, noch, wie bei Marsilia, seinen Eintritt zuläßt.

In meiner Alchimilla-Arbeit[1]) erörterte ich die Möglichkeit eines
usammenhanges zwischen Vielgestaltigkeit und Geschlechtsverlust. Es
rschien mir nicht unwahrscheinlich, daß durch Mutantenkreuzungen
terilität bei Eualchimillen veranlaßt worden sei und mittelbar die Aus-
ildung der apogamen Fortpflanzung förderte. Die Untersuchung der
olymorphen Gattungen Rubus und Rosa, welche trotz ihrer Vielgestaltig-
eit in ihren geschlechtlichen Leistungen keine Störung erlitten und
pogamie nicht aufwiesen, lehrte mich aber, daß meine Vorstellnng
eine Verallgemeinerung zulasse. Auch hob alsbald Augustin de Can-
olle in seinem die Parthenogenese behandelten Aufsatz[2]) hervor, daß
ach Ansicht von R. Buser die Gruppe der Alchimilla arvensis wahr-
cheinlicherweise ebenso polymorph wie die der Eualchimillen sei, ohne
eschlechtlichen Rückgang aufzuweisen. Daß Polymorphismus dessen
ngeachtet Geschlechtsschwächung verursachen und der Apogamie die
Vege bahnen könne, ließ sich damit stützen, daß auch verschiedene
ndere polymorphe Gattungen außer den Eualchimillen, so Taraxacum
nd Hieracium, diese Erscheinung aufweisen. So dürfte es denn auch
icht bedeutungslos sein, daß der neue, hier konstatierte Fall von Apo-
amie wieder eine sehr formenreiche Gattung trifft. Innerhalb dieser
attung Marsilia sind es aber im besonderen noch die Vertreter der
ruppe Marsilia Drummondii, welche sich so polymorph verhalten. Ich
abe bereits, als es sich um den Wert der Speziesbestimmungen bei
en Marsilien handelte, darauf hingewiesen. Alexander Braun[3]) schreibt
arüber wörtlich: „Ich führe alle dieser Abteilung angehörigen Formen
orläufig gesondert auf, ohne über ihren spezifischen Wert entscheiden
u wollen. Reichlichere Einsammlung fruktifizierender Exemplare an
öglichst vielen Fundorten, sowie fortgesetzte Beobachtung derselben
n kultivierten Zustand werden später ein bestimmtes Urteil darüber
rlauben, ob alle diese Formen so innig zusammenhängen, daß sie als
barten einer Spezies betrachtet werden müssen, oder ob sich dieselben
mehrere unterscheidbare Arten gruppieren lassen.“ An einer anderen

1) l. c. Jahrb. f. wissensch. Bot. 1904, Bd. XLI, pag. 144.
2) l. c. pag. 272.
3) l. c. Monatsber. d. Berliner Akad. 1870, pag. 734, Anm. 1.

Stelle seines Aufsatzes[1]) fügt Alexander Braun hinzu: Je nach de Auffassungsweise bestimmt sich die Zahl der bekannten neuholländische Marsiliaarten sehr verschieden. Man könne deren entweder nur 5 ode auch 15 zählen, wenn man die Formenreihe der Marsilia Drummondi (salvatrix) in Arten auflöst, deren sich nicht weniger als 10 unterscheide lassen. — In seinen Fragmenta Phytographiae Australiae[2]) und in brie lichen Mitteilungen an Alexander Braun vertrat Ferdinand v. Mülle die Ansicht, daß sämtliche australische Marsilien nur Formen einer ein zigen Art, der M. hirsuta R. Br. seien, die er selbst wieder als Aba der M. quadrifoliata betrachte. Freilich muß an dieser Stelle wiede hinzugefügt werden, daß auch die nordamerikanische Gruppe der M. mucro nata A. Br., zu der M. vestita gehört, wenn auch bei weitem nicht i dem Maße, wie jene der M. Drummondii, vielgestaltig ist[3]), ohne, zu mindesten nicht in den von mir untersuchten Individuen, ihr Geschlec eingebüßt zu haben. Daß die Gruppe der M. Drummondii in ihrem Poly morphismus bedeutend über alle anderen Marsiliagruppen hinausragt, da empfindet jeder, der ein großes Herbar auf Marsilien durchsieht.

Hinzugefügt sei, daß auch von Nephrodium pseudo-mas Rich., da dem Studium der „Apogamy and Apospory" besonders diente, von Mis L. Digby bemerkt wird: „But it is of interest to note that within th limits of a (probably) single, but highly variable species, almost all grad of apospory and apogamy, with the exception of true parthenogenesi have been encountered".

Am Schluß möchte ich hier noch auf einige nebenher bei Ma silien gemachte Beobachtungen eingehen, weil ihnen eine allgemeine Bedeutung zukommt. Ich suchte mich mit Absicht nicht von neue in die Vorgänge der Reduktionsteilung bei Marsilia zu vertiefen, w ich fürchtete, das könnte, bei meiner Neigung zu diesen Studien, mi von meiner Hauptaufgabe abbringen. So habe ich nur so weit üb Reduktionsteilung in diesem Aufsatz berichtet, als zum Verständnis d Hauptfrage notwendig war. — Besonders verlockend erschien es mir au eine eingehende Untersuchung der Struktur der somatischen Kerne v Marsilia vorzunehmen, weil sie versprach über noch kontroverse Punk Licht zu verbreiten. Ich entschloß mich aber, diese Untersuchung D Jules Berghs anzuvertrauen und beschränkte meinen Bericht hi

1) l. c. pag. 659.
2) V. pag. 140, citiert nach Alexander Braun, l. c. pag. 653, Anm. 4.
3) Vergl. Alexander Braun, l. c. pag. 653 u. 739.
4) Proceedings of the Royal Soc. 1905, Series B, Vol. LXXVI, pag. 163.

uf einige auffällige Daten. Diese habe ich Wurzelspitzen, jungen rothallien, Sporangienanlagen und Sporenmutterzellen abgewonnen.

Ruhende Zellen, auch wohl solche, deren Teilungsfähigkeit erlischt, eisen öfters nur noch ein einziges, meist ansehnliches Kernkörperchen ihren Kernen auf. In den Kernen der in rascher Vermehrung beriffenen Zellen bildet das Vorhandensein von nur einem Kernkörperhen eine Ausnahme. Ein solches einziges Kernkörperchen ist dann denfalls sehr groß (Fig. 1 Tafel III). Meist sind aber mehr als zwei ernkörperchen da (Fig. 2, 3 Tafel III), und man wird bald gewahr, daß den zur Teilung sich anschickenden Kernen die Kernkörperchen ch durch Teilung vermehren (Fig. 32, 33, 34 Tafel V). Oft findet an sie in paariger Anzahl vor, doch braucht ihre Teilung nicht so bereinstimmend und gleichzeitig zu erfolgen. Namentlich ist das nn nicht der Fall, wenn die Nukleolen sich mehrfach geteilt haben d die Achtzahl überschreiten. Außer diesen Nukleolen kommt dem ern nur ein überaus zartes Gerüstwerk zu, das sehr fein, nur schwach gierbar ist und sehr kleine Körnchen führt. Unter Umständen, so ters in jungen Prothallien, besonders aber in den Kernen der Zentralle des Archegoniums, schlägt das Fixierungsmittel den Kernsaft in estalt einer mehr oder weniger homogen oder feinkernigen Masse eder, welche die Unterscheidung des Gerüstwerkes des Kerns völlig ndert. In den Kernen junger Prothallien nehmen die in den Proasen der Teilung sich streckenden Nukleolen perlschnurförmige Gelten an, so daß es fast den Eindruck macht, als seien sie die Chrosomen. Tatsächlich wird ihr Verhalten und ihr Aussehen dadurch ranlaßt, daß ihre Substanz sich über die Chromosomen verteilt, deren nderung jetzt erfolgt. Bei dieser Substanzaufnahme nimmt die Dicke r Chromosomen entsprechend zu, und es wächst ihre Tinktionsfähigit. Zur Zeit, wo die Differenzierung der Kernspindel beginnt, weist r Kern nur noch übereinstimmend gebaute Chromosomen auf, die lenförmige Gestalt besitzen. Auf diesem Zustande vollziehen die romosomen ihre Längsspaltuug und werden in die Kernplatte einreiht.

So führen die Marsiliakerne uns einen Fall vor, wo die tingirbare rnsubstanz fast ausschließlich in den Nukleolen vertreten ist. Das stärkt mich immer mehr in der Vorstellung, daß jene Substanz, die n als Chromatin in den Kernen bezeichnet hat, und aus der die romosomen ihren Namen schöpfen, nicht die Erbsubstanz sein kann. habe dieser Ansicht bereits in der „Typischen und allotypischen rnteilung“ Ausdruck verliehen. Nach den Erbeinheiten ist in dem

Gerüstwerk des Kernes zu suchen [1]). Sie zeichnen sich nicht, wie Mar silia lehrt, durch besondere Färbfähigkeit aus. Es ziehen sich tatsäch lich in ruhenden Marsiliakernen alle stark färbbaren Stoffe auf die Nukleole zurück. Aus ihnen verteilen sie sich in den Prophasen jedes Teilungs schrittes auf die Chromosomen, und zwar, wie ich meine, zu Ernährungs zwecken.

Ähnliche Erscheinungen wie die hier geschilderten dürften be Pteridophyten und Bryophyten noch öfters angetroffen werden. So e innert an das Verhalten der Marsiliakerne das, was Rudolf Beer sowohl für die Sporenkerne als auch die Thalluskerne von Riccia angib Ihre Nukleolen sollen aus chromatischen Körnern bestehen, die sich a der Chromosomenbildung beteiligen, und von den Chromosomen ab stammende chromatische Körper sammeln sich in den Telophasen wied zum Nucleolus. Auch Atrichum undulatum soll einen aus chromatische Partikelchen zusammengesetzten Nucleolus in den Kernen der spermat genen Zellen aufweisen.

Lehrreich ist auch das, was sich an den Vegetationspunkten d Marsiliawurzeln und in jungen Prothallien dieser Pflanzen in Beziehu auf Zell- und Kerngröße feststellen läßt. Wurzellängsschnitte, welch die Endodermis vor einem der beiden Gefäßstrahlen streifen, legen ei Serie von Seitenwurzelanlagen frei, deren Alter mit der Entfernung vo Scheitel der Mutterzelle zunimmt. Ist der Längsschnitt der Mutte zellen rechtwinklig zu ihren Gefäßstrahlen orientiert, so bekommt man d Seitenwurzelanlagen genau in der Scheitelansicht zu sehen. Sie geh aus der Teilung einzelner Endodermiszellen hervor [3]). Unsere Fig. Tafel V stellt eine solche noch wenigzellige Anlage dar. Alle Zell dieser Anlage sind noch gleichmäßig und dicht mit Protoplasma erfü Die Scheitelzelle zeichnet sich durch bedeutende Größe und einen en sprechend größeren Kern von den Segmentzellen aus. Stellt man si auf den Standpunkt, daß die Kerne nicht nur Träger der erblich Eigenschaften sind, sondern auch eine bestimmte Anzahl von Erbeinheit

1) Jahrb. f. wissensch. Bot. 1905, Bd. XLII, pag. 32.

2) On the Development of the Spores of Riccia glauca. Ann. of Bot. 19 Vol. XX, pag. 278.

3) Vergl. C. Nägeli und H. Leitgeb, Entstehung und Wachstum Wurzeln. Beitr. zur wissensch. Bot. von Carl Nägeli, Heft IV, 1868, pag. 114 u Ph. van Tieghem et H. Douliot, Recherches comparatives sur l'origine des me bres endogènes dans les plantes vasculaires. Ann. des sc. nat. bot. 1889, 7 s Tome VIII, pag. 390.

Pangenen) in ihrem Gerüstwerk einschließen[1]), so ist es klar, daß nicht mehr solche Erbeinheiten dem hier weit größeren Kern der Scheitelzelle als den wesentlich kleineren Kernen der Segmentzellen zugesprochen werden dürfen. Nun hatte ich aber gefunden, daß alle tingierbare Substanz der Marsiliakerne sich in den Nukleolen sammelt. Die übrig bleibende, nur in sehr geringer Menge vertretene Substanz des Kerngerüstes dürfte also hier wohl annähernd vollständig der Erbsubstanz zugesprochen werden. Daher ich an die Scheitelzellen der Marsilawurzeln mit der Erwartung herantrat, sie würden nicht merklich mehr Kerngerüst in ihren Kernen als die Segmentzellen aufweisen. Das scheint mir nun in der Tat der Fall zu sein und suchte ich das auch in der Figur zum Ausdruck zu bringen, die ich in allen Einzelheiten unter der Zeichenprisma ausführte, bemüht, jeden Inhaltsteil der Kerne in ihr genau wiederzugeben.

Da die Zahl der Erbeinheiten zwischen den Kernen der Scheitelzelle und der Segmente nicht verschieden angenommen werden kann, so muß der weitere Schluß lauten, daß sie nicht allein über die Größe der Kerne bestimmt. In diesem Falle läßt sich eine größere Menge von Nukleolarsubstanz in dem Scheitelzellkern konstatieren, in den Prothallienanlagen fällt ähnliches bei bedeutender Verschiedenheit der Kerngröße auf, dazu auch noch die vielfach nicht unbedeutende Färbbarkeit des Kernsaftes. Wie bedeutend die Ansammlung von Nährstoffen in den Eikernen der Coniferen ist, entgeht niemandem, der sie untersucht. Fast erstaunlich gering erscheint dann im Verhältnis der Umfang der Chromosomen in den Teilungsfiguren, die aus solchen Kernen hervorgehen. Gleiche Mengen in den Kernen anderweitig enthaltener Substanzen vorausgesetzt, wird deren Chromosomenzahl bei Individuen derselben Art über ihre Größe entscheiden und ihnen in der diploiden Generation einer Pflanze entsprechend bedeutendere Masse als in der haploiden verleihen[2]). Andererseits werden aber bei denselben Organismen beispielsweise Kerne der sezernierenden Gewebe weit größer als die der andern sein. Das bleibt also stets zu berücksichtigen, wenn die Größe der Kerne sich nicht mit den Voraussetzungen deckt, die aus der Chromosomenzahl sich ergeben. Dahin werden auch die Fälle gehören, über die neuerdings B. Němec in seiner vorläufigen Mitteilung berichtet[3]). Auch die Veränderung der Länge und Dicke der Chromo-

1) Vergl. hierzu meinen Aufsatz: Typische und allotypische Kernteilung. Jahrb. f. wissensch. Bot. 1905, Bd. XLII, pag. 13.

2) Ebendort, pag. 49.

3) Über die Bedeutung der Chromosomenzahl, in dem Bulletin international de l'Acad. des sc. de Bohême 1906, Tome X. Sonderabzug pag. 3.

somen unter extremen Bedingungen oder der Einwirkung chemischer Agentien [1]), ist nicht unbegreiflich, wenn man erwägt, daß in die Chromosomen während ihrer Sonderung zur Zeit der Prophasen anderweitige Stoffe Aufnahme finden.

Einen, wie ich meine, überaus lehrreichen neuen Fall der Beziehung von Chromosomenzahl und Kerngröße hat der Nachweis der Zunahme der Kerndurchmesser in den diploiden Prothallien und Eiern der Marsilia Drummondii ergeben. Eine Vergrößerung der Zellkörper begleitete diese Erscheinung.

An den Teilungsfiguren der Kerne in den Prothallien zur Zeit der Eibildung konnte ich, auch bei sorgfältigst darauf verwendeter Mühe, nichts von jenen Gebilden erblicken, die Walter R. Shaw in den Mikrosporen von Marsilia vestita zu sehen bekam [2]) und als Blepharoplasten deutete. Da ich dieselben Fixierungs- und Färbungsmittel wie Walter R. Shaw in Anwendung brachte, so darf ich wohl behaupten, daß solche Blepharoplasten den Kernen der Makrosporen bei den Marsilien überhaupt abgehen. Auch in den Mikrosporen stellen sie sich, an oder neben den Spindelpolen, erst bei der Bildung der „Primärspermatozyten", d. h. Großmutterzellen, der die Spermatozoiden bildenden Spermatiden ein. — Ebensowenig als Walter R. Shaw an den Polen der ersten Kernspindeln der Mikrosporen Centrosomen beobachten konnte, von denen er die Blepharoplasten der späteren Teilungsschritte hätte ableiten können, traten mir Centrosomen bei irgend einem der zahlreichen im Prothallium der Makrosporen von Marsilia beobachteten Kernteilungen entgegen. An den großen Kernspindeln der ersten Teilungsschritte der Prothalliumanlage war außerdem unschwer festzustellen, daß ihre Fasern nach den Polen nur schwach konvergieren und dort einzeln für sich frei endigen.

In diese Arbeit haben auch einige Figuren Aufnahme gefunden, die sich auf die Bildung des Periniums an den Makrosporen der Marsilia beziehen. Die Zahl der Schnitte, welche diesen Vorgang zeigten, war zu groß, als daß er sich nicht fortdauernd meiner Aufmerksamkeit aufgedrängt hätte Meine Figuren sind nach Präparaten von Marsilia elata A. Braun entworfen. Die Periniumbildung bei Marsilia hatte mich schon im Jahre 1882 eingehend beschäftigt [3]). Ist die Makrosporen-

1) Ebendort pag. 1.

2) Über die Blepharoplasten bei Onoclea und Marsilia. Ber. d. Deutschen bot. Gesellsch. 1898, pag. 177.

3) Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute, pag. 123 ff.

etrade angelegt und die Leistenbildung, wie ich sie zuvor (S. 148) geschildert habe, an den vier Sporen vollzogen, so schwindet die Mutterellenwandung von der Oberfläche der Tetrade, während ihre Scheidewände und deren primär in den pyramidalen Scheiteln der Sporen angelegte Verdickungsmassen erhalten bleiben. Die eine weiter wachsende Makrospore der Tetrade wird, wie ich auch schon erwähnte, von hyaliner Flüssigkeit umhüllt, die an Masse zunehmend, schließlich zu einer mächtigen Blase anschwillt (Fig. 78, 79 Tafel VI, Fig. 80, 81 Tafel VII). Diese Blase ist nach außen von keiner besonderen Membran umgeben; sie schließt dort mit einfachem Umriß ab. Das Tapetenplasmodium liegt ihr unmittelbar an. Die absterbenden und schrumpfenden drei Sporen der Tetraden werden sehr dicht. Sie speichern Farbstoffe auf und erscheinen in den Hämatoxylinpräparaten schwarz. Man kann feststellen, daß sie nur an ihrem pyramidalen Scheitel eine Membran erhalten haben, die sich in die drei Leisten fortsetzt. Das zeigt deutlich unsere Figur 80 Tafel VII, die zu diesem Zwecke bei starker Vergrößerung hergestellt wurde. An der mit Membran versehenen Seite hat sich der schrumpfende Inhalt der absterbenden Sporen von ihr zurückgezogen. Eine gleiche Membrananlage läßt sich an der Scheitelseite der bevorzugten Spore nicht nachweisen. An ihr ist, wie unsere Figur 80 zeigt, diese Membranbildung zunächst auf die Leisten beschränkt geblieben. Der Verlauf der einen, nach vorn gerichteten Leiste ist aus dieser Figur zu ersehen. Die betreffende Makrospore hatte sich unter dem Einfluß des Fixierungsmittels an der einen Seite etwas eingestülpt. Man sieht klar, daß sie von keiner besonderen Membran umhüllt ist: sie stellt vielmehr einen nackten, in die umgebende homogene Substanz eingebetteten Protoplasten vor. Dieser ist sehr inhaltsarm. Daß der Zellkern aus dem Scheitel dieses Protoplasten etwas zur Seite rückte, stellt einen für dieses frühe Stadium ungewohnten Fall vor. Die primären Verdickungsmassen der Scheidewände zwischen den vier Sporen haben sich bisher erhalten und sind auch auf weit älteren Zuständen vorhanden.

Zunächst ist die bevorzugte Spore rund, (Fig. 77, 78, 79 Tafel VI, Fig. 81 Tafel VII), dann beginnt sie, wie E. Russow[1]) und ich[2]) es seinerzeit schon geschildert haben, in die Länge zu wachsen. Sie wird gestreckt elliptisch und nähert sich mit ihrem unteren Ende immer mehr der Peripherie der bedeutend vergrößerten Blase. Russow[3])

1) Vergl. Untersuchungen etc. Mém. de l'Acad. de St. Petersbourg 1872, sér. VII, Tome XIX, pag. 54.

2) Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute, 1882, pag. 123 ff.

3) l. c. pag. 54.

konnte an frisch untersuchten Objekten in der Mitte solcher Makrosporen eine schwache Depression nachweisen, die ihnen eine bisquitförmige Gestalt verlieh. Aus einem angeschnittenen Sporangium, auf das Russow einen gelinden Druck ausübte, schlüpfte die bisquitförmige Spore, meist ihre drei abortierten Schwestern mit sich nehmend, hervor. „Sorgfältige Durchsuchung des Gesamtsporangiuminhalts ließ keine Spur einer zerrissenen Membran erkennen. Die hyaline, die Spore umhüllende Flüssigkeit trat mit ihr hervor, sich ruckweise und fast momentan im Wasser verteilend.“ Die Substanz, welche die junge Spore umgibt, hat somit nur geringe Dichte; daß sie tatsächlich von keiner besonderen Membran umgrenzt ist, haben wir gesehen.

Das Protoplasma der Tapete sammelt sich um die Blase und lagert ihr eine Anzahl seiner Kerne flach an. Das geschieht um die Zeit, wo die Spore selbst länglich ovale Gestalt erlangt hat. Da das Plasmodium gleichzeitig in seiner Peripherie an Dichte abnahm, so weist diese jetzt weite Kammern auf. Kurz bevor die Spore mit ihrem unteren Ende die Peripherie der Blase erreicht, fängt um letztere die Bildung des Periniums an. Zuerst wird von dem umgebenden Tapetenplasma der Blase ein zartes feinporiges Häutchen aufgelagert und diesem dann die bekannte Prismenschicht aufgesetzt. Bevor die Bildung der letzteren beginnt, verraten die Körnchen der anschließenden Plasmamasse eine Anordnung, die in der Seitenansicht als radiale Streifung, in der Flächenansicht als Netzwerk, sich zu erkennen gibt. Dieser Anordnung entspricht die Lage der nunmehr auftretenden, zu regelmäßig polygonalen, vorwiegend fünf- und sechseckigen Maschen verbundenen, senkrecht zur Blasenoberfläche orientierten Wände. Wo die Plasmodialschicht durch den Schnitt von den im Wachstum begriffenen Prismen losgetrennt wurde (Fig. 82 Tafel VII), erscheinen letztere nach außen offen und dort an den Rändern mit Körnchen besetzt. Weiter einwärts sind die Wände der Prismen körnchenfrei. Wie ich bei meinen früheren Untersuchungen schon gefunden hatte, sind die Prismen im Innern mit gallertartiger Substanz erfüllt. In dem Maße als die Prismenschicht an Höhe zunimmt (Fig. 83 Tafel VII), verringert sich die angrenzende Plasmamenge; sie wird fortschreitend in der Bildung des Periniums verbraucht. Haben die Prismen ihre endgültige Höhe erreicht, so erhalten sie einen Abschluß durch ein zusammenhängendes Häutchen. Der Rest des Plasmodiums wird nach längerer Ruhepause zur Bildung der sogenannten Gallertschicht, dem Außenperinium, verwendet, welche die Prismenschicht umhüllt. Auf die weiteren Veränderungen, welche die Prismenschicht während der Sporenreifung er-

ührt, gehe ich hier nicht ein und verweise hierfür auf meine älteren childerungen [1]). Ebenso wäre dort zu vergleichen, in welcher Weise ich die Prismenschicht am oberen Ende der Spore auskeilt und wie ngekehrt dort die Bildung der Gallertschicht gefördert wird und eine rt Kragen herstellt, der den Trichter umgibt, der zum Sporenscheitel führt.

Während der Herstellung der Prismenschicht wird der Protoplast er Spore, nachdem er das untere Ende der Blase erreicht hat, mit ner Membran umhüllt. Es ist das Exinium, dessen Bildung an der pore, nach Anlage der Leisten, unterbrochen wurde. Vielfach zeigen ir meine Präparate die zunächst noch sehr dünne Haut von dem nhalt abgehoben, der seinerseits, auch noch wenig mächtig, einen andbelag bildet, in dem sich Leukoplasten und bereits kleine Anlagen n Stärkekörnern unterscheiden lassen. Um diese Zeit schlagen die eagentien merkliche Inhaltsmassen in dem die Spore umgebenden ohlraum nieder. Diese feinkörnigen flockigen Massen färben sich nur hwach. Der Inhalt der Blase ist augenscheinlich dichter geworden, elfach hat er sich jetzt bei seiner Fixierung etwas zusammengezogen nd ist von der Prismenschicht zurückgetreten. Allem Anschein nach erden durch die in Bildung begriffene Prismenschicht hindurch jetzt ährstoffe dem Protoplasten der Spore zugeführt. Sie können schlechterngs nur dem Tapetenplasma entstammen. Bevor das Exinium bei eiterer Größenzunahme des Sporenkörpers das Perinium erreicht, hat wesentlich an Dicke zugenommen und erscheint in meinen Hämaxylinpräparaten grau, in meinen Dreifarbenpräparaten violett gefärbt. s lagert sich schließlich in seiner ganzen Ausdehnung dem Perinium an.

Auch in den Mikrosporenmutterzellen der Marsilien wird nach llzogener Tetradenbildung eine primäre Verdickung der Scheidewände den pyramidalen Sporenscheiteln vollzogen. Auch hier bleiben Spalten der Verdickungsmasse ausgespart, welche den Kanten der Pyramiden tsprechen, und diesen Spalten entsprechend werden drei Membranisten angelegt, die zu dem verlängerten „Stachelspitzchen“ sich vernigen. Durch ihre Färbung fallen diese Leisten als frühzeitiges Erugnis auf. Zum Unterschied von den Makrosportetraden folgt ihrer ldung sofort die Anlage des Exiniums um den gesamten Plasmaleib r Mikrosporen. Hierauf löst sich um diese Sporen nicht allein die ßere Mutterzellwand, sondern auch die Scheidewände mit ihren priiren Verdickungsmassen. Das führt zur raschen Trennung dieser oren. Das Vorhandensein der „Stachelspitzchen“ verhindert somit

---

1) Alte Arbeit vom Jahre 1882, pag. 130 und die spätere von 1889, pag. 32 ff.

diese Trennung nicht. Auch die jungen Mikrosporen werden hierau in Flüssigkeitsblasen versenkt, die aber nur geringe Ausdehnung er reichen. Das Tapetenplasma umhüllt die Blasen mit einer Prismen schicht, welche denselben Bau wie an den Makrosporen besitzt, doch weit geringere Dimensionen aufweist. Für alles andere möchte ich dam auch hier auf meine früheren Angaben verweisen.

Ich habe diese Untersuchungen, die meine älteren zum Teil be stätigen, zum Teil erweitern, nicht übergehen wollen, weil sie zu Ver gleichen mit neuen an anderen Objekten kürzlich gewonnenen Tat sachen auffordern. Hans Fitting[1]) fand, daß auch in jungen Makro sporen von Isoëtes und Selaginella auf gewissen Entwicklungszuständer der Protoplast als relativ kleines Gebilde in einem größeren Raum liegt. Diese Erscheinung ist dort, wie der Vergleich alsbald zeigt, a andere Bedingungen als bei Marsilia geknüpft, wodurch aber die vor handenen Übereinstimmungen noch auffälliger werden.

Nach Hans Fitting[2]) umgeben sich die vier Makrosporen vo Isoëtes gleich nach ihrer Anlage in der Mutterzelle mit einer dünne Haut. Hans Fitting bezeichnet diese Haut als Spezialmutterzellwand doch gelegentlich auch schon als Spezialwand, die Sporenanlagen al Spezialmutterzellen. Einschaltend möchte ich bemerken, daß es wol gut wäre, die Bezeichnungen Spezialmutterzelle und Spezialmutterzell membran ganz aufzugeben, da es sich in den erzeugten Zellen u Enkel- und nicht um Mutterzellen handelt. Auch eine Entstehung neue Zellen, wie man das früher annahm und als Vollzellbildung unterschie liegt bei dieser Erscheinung nicht vor, vielmehr nur die Anlage eine Verdickungsschicht der Membran, die bestimmt ist, sich von den frühere loszutrennen. Will man der Selbständigkeit, welche die „Spezialmutte zellmembran" vielfach erlangt, Rechnung tragen, so könnte man si immerhin, im Anschluß an ihren alten Namen, so wie es Hans Fittin manchmal auch schon tut, Spezialmembran nennen. Also mit solche Spezialmembranen umhüllen sich die Makrosporen von Isoëtes gleic nach ihrer Entstehung und verdicken sie allseits ziemlich gleichmäßi ausgenommen am Sporenscheitel und den Scheitelkanten. Plasmaleiste füllen die so entstandenen Einkerbungen aus. Hat die Spezialmembra eine bestimmte Dicke erreicht, so weist sie Vorwölbungen auf, dene

1) Bau und Entwicklungsgeschichte der Makrosporen von Isoëtes und Selag nella und ihre Bedeutung für die Kenntnis des Wachstums pflanzlicher Zellmem branen. Bot. Ztg. 1900, 1. Abteil., pag. 107 und zwei Jahre später Paul Denk Sporenentwicklung bei Selaginella. Beih. z. Bot. Zentralbl. 1902, Bd. XII, pag. 18

2) l. c. pag. 125.

ntsprechende Unebenheiten am Protoplast entsprechen. Letztere stellen nnähernd das Negativ der Verzierungen dar, welche die reifen Sporen ei jeder Art später charakterisieren [1]). Die innerste Lamelle der pezialmembran beginnt sich hierauf durch stärkere Brechbarkeit nd geringere Quellbarkeit auszuzeichnen und nimmt rasch an Dicke u. Sie wird von Fitting als Exospor bezeichnet. Diese Sporenhaut ifferenziert sich hierauf in drei Lamellen, deren mittelste weniger dicht t. Hierauf folgt nach Fitting vom Plasma aus die Bildung einer euen Haut, die er Mesospor nennt. Ihr soll noch die Anlage einer euen Hautlamelle außerhalb des Exospors vorausgehen und letzteres s überall gleich dicke Membran überziehen. In ihr werden Leisten, ie ein regelmäßiges Netzwerk darstellen, ausgebildet. Sie nehmen an icke und und Länge so lange zu, bis sie in ihrer Gestalt vollständig en Leisten des Perispors der reifen Spore ähnlich geworden sind. Während ihrer ganzen Ausgestaltung ist diese Haut von den Spezialembranen bedeckt, so daß man nicht annehmen kann, sie sei von em umgebenden Plasma ausgeschieden worden [2]). Hans Fitting skutiert die verschiedenen Möglichkeiten der Entstehung dieser nachäglich eingeschalteten Haut und hält es als das wahrscheinlichste, aß sie aus einer Lamelle der Spezialwand entsteht. Aus diesem

runde möchte sie Hans Fitting Perispor nennen [3]). Ich selbst abe die mit Perispor sich deckende Bezeichnung Perinium im Jahre 382 [4]) für Häute vorgeschlagen, die den Membranen eines gegebenen rotoplasten von einer anderen Plasmamasse aufgesetzt werden. Hans itting möchte nun die letzteren Gebilde Episporien nennen. Ich erlegte mir seinerzeit [5]), ob Exinium oder Epinium in solchem Falle sser sei, und entschied für ersteres. Auch wollte ich nicht die Endiing auf „Spor" benutzen, um die gleichmäßige Anwendung der Namen f Sporen und Pollenhäute zu erleichtern. Wissen wir auch — und ar heute noch sicherer als damals — daß Sporen- und Pollenkörner molog sind, so müßte doch auch jetzt noch, wenn von Exospor oder rgleichen bei Pollenkörnern die Rede wäre, eine Erläuterung oft hinzufügt werden, um jedem Mißverständnis vorzubeugen. Daher ich auch in esem Aufsatz, wie früher mit Exinium und den anderen entsprechend gedeten Namen operierte. Auch habe ich die Bezeichnung Perinium

1) l. c. pag. 126.
2) l. c. pag. 129.
3) l. c. pag. 130.
4) Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute, pag. 135.
5) Ebendort.

im alten Sinne angewandt, da ich keinen Grund sehe sie aufzugeben. An sich wäre Perinium oder Epinium gleich gut, da aber Perinium älter ist und auch ziemliche Verbreitung fand, so halte ich an ihm fest. Der Ursprung meines Periniums ist außerdem seit 1882 sichergestellt, während Hans Fitting für die Entstehung seines neuen Periniums verschiedene Möglichkeiten erörtert. Da mag es zunächst näher liegen, diese Haut, die nach Hans Fitting mit Wahrscheinlichkeit außerhalb einer schon vorhandenen Haut aus einer Lamelle der Spezialmembran entsteht, als Episporium, oder wie ich auch hier lieber sagen würde, als Epinium zu bezeichnen. — Bemerkt sei hierbei, daß auch für jene Haut, die von H. Leitgeb[1]) als Perinium an Lebermoossporen bezeichnet wurde und die ihrem Ursprung nach dem Hans Fittingschen Perispor an den Makrosporen von Isoëtes zu entsprechen scheint, noch unentschieden ist, ob sie erst nachträglich außerhalb des Exospors aus der Spezialmembran entstehe. Auch Rudolf Beer, der ganz neuerdings die Entwicklung der Sporen von Riccia glauca verfolgte, vermochte über diesen Punkt nicht ins klare zu kommen[2]).

Bei weiterem Wachstum heben sich die Sporenhäute von einander ab und weiterhin das Mesospor auch vom Protoplasten[3]). Das Flächen- und Dickenwachstum der Membranen bleibt sehr beträchtlich, nachdem sie sich vom Protoplasten losgelöst haben. Die Räume zwischen den Häuten und so auch zwischen dem Mesospor und den Protoplasten sind, wie sich annehmen läßt, mit Flüssigkeit erfüllt. Unter dem Einfluß der fixierenden Mittel bilden sich dort Gerinnsel, die, dem Anschein nach, Pektinreaktion geben. Hierauf wächst der Protoplast und legt sich an das Mesospor wieder an, und auch letzteres wird dem Exospor angeschmiegt. Währenddem schwinden allmählich die Gerinnsel der Hohlräume in den Präparaten. Nachdem die Sporen ihre definitive Größe erlangt haben, erfolgt die Bildung einer neuen aus reiner Zellulose bestehenden innersten Haut, die Hans Fitting als Endospor bezeichnet. Die Tapetenzellen verlieren ihren reichen protoplasmatischen Inhalt, nachdem sich in den Sporen der Protoplast wieder ausgedehnt hat. Nun treten zahlreiche Stärkekörner in ihnen auf, die nach Anlage des Endospors mit den letzten Plasmaresten vollständig verschwinden.

1) Über Bau und Entwicklung der Sporenhäute. 1884, pag. 45. Ich selbst l. c. Histol. Beitr. 1889, Heft II, pag. 106, ließ diese Haut vom Protoplasten aus der Spezialmembran apponieren.

2) On the Development of the Spores of Riccia glauca. Ann. of Botany 1906, Vol. XX, pag. 281.

3) l. c. pag. 132, 133.

Die Makrosporen von Selaginella umgeben sich nach Hans 'itting[1]) gleich nach ihrer Anlage mit einer sehr dünnen Spezial-ıembran. die an den Scheidewänden, welche die Sporen trennen, meist o dünn ist, daß sich letztere fast zu berühren scheinen. Nun entsteht as Exospor[2]), auf welches. nachdem es sich etwas verdickt hat, das Iesospor folgt. Das Exospor ist bei Selaginella spinulosa schon vor ınlage des Mesospors außen fein gezähnelt. Weiterhin heben sich die eiden Häute von einander und vom Protoplasten ab. Die entstandenen Iohlräume vergrößern sich während des Wachstums der Spore, und vie bei Isoëtes lassen sich Gerinnsel in ihnen nachweisen. Solche Gerinnsel sind auch im Hohlraum des Sporangiums zu sehen. Die Tapetenzellen, die das Sporangium auskleiden, bleiben, wie bei Isoëtes, rhalten, bis die Sporen fast ihre endgiltige Größe erreicht haben. Dann verlieren sie ihren plasmatischen Inhalt und schrumpfen. In Sporangien, welche Sporen mit abgehobenen Sporenhäuten enthalten, ind die Tapetenzellen von einer homogenen Schicht überzogen, die iele sterile Mutterzellen umschließt[3]). Während des Wachstums der Sporen nehmen auch die Spezialmembranen, wohl durch Intussusception, ıoch beträchtlich an Masse zu. Entsprechend vergrößern sich die anderen Häute, so daß für Selaginella es ebenso wie für Isoëtes gilt, daß ıehrere Membranen von ganz verschiedener chemischer Beschaffenheit gleichzeitig beträchtlich an Dicke und Ausdehnung zunehmen, während sie vom Plasmakörper getrennt sind. Die Verzierungen des Exospors, leren erste Spur sich schon zu Beginn der Abhebung der Häute zeigte, werden während ihres Wachstums immer stärker ausgebildet. Das ist aber so nur bei einem Teil der Arten, während bei Selaginella Galeottii ihre Anlage erst erfolgt, wenn die Sporenhäute vom Protoplasten abstehen. Weiterhin wird um das Exospor eine mit Netzleisten versehene Haut sichtbar, die Hans Fitting, wie bei Isoëtes, von einer Lamelle der Spezialmembran ableiten und Perispor nennen möchte. Dann spielen sich ähnliche Vorgänge im Innern der Spore ab wie bei Isoëtes, und erscheint die Spore von ihrem Protoplasten schließlich ausgefüllt. Dabei schwinden die Gerinnsel aus den Hohlräumen der Spore, so auch die Spezialmembranen und der in der Sporangienhöhlung enthaltene Schleim; die entleerten Tapetenzellen werden

1) l. c. pag. 144.

2) Hier wo ich referiere, ziehe ich es vor die von Fitting benutzten Bezeichnungen anzuwenden.

3) l. c. pag. 148.

von den wachsenden Sporen schließlich vollständig zerdrückt. Die Sporen bilden endlich zu innerst auch das aus Zellulose bestehende Endospor.

Auf die Hans Fittingsche Veröffentlichung folgten für Selaginella die von Florence May Lyon[1]) und von Paul Denke[2]). Die Bilder bei Florence May Lyon zeigen die von Hans Fitting geschilderten Erscheinungen. Paul Denke bestätigte alle die hier für mich in Betracht kommenden Angaben der Fittingschen Untersuchung. Aus dieser geht aber als Ergebnis von allgemeiner Tragweite hervor, daß pflanzliche Zellhäute ohne Kontakt mit den Protoplasten wachsen und spezifische Strukturen ausbilden können.

Hans Fitting weist auch darauf hin[3]), daß eine Anzahl meiner seinerzeit für Pollenkörner veröffentlichten Bilder sich sehr wohl mit dem bei Isoëtes und Selaginella gewonnenen Ergebnissen in Einklang bringen ließe und daß Pollenkörner somit auf gewissen Entwicklungszuständen ihren Protoplasten ebenfalls getrennt von den Pollenhäuten zeigen können. — Das verfolgt nun im einzelnen neuerdings Rudolf Beer[4]) bei den Pollenkörnern von Onagraceen, wobei er seinerseits auf die Übereinstimmungen mit Fittings Befunden hinweist. Das wird bereits auch von Fitting in dem Referate über die Beersche Arbeit als die Bestätigung seiner Vermutung hervorgehoben[5]).

Die Erscheinung bei Pollenkörnern ist bei weitem nicht so auffällig wie bei Isoëtes und Selaginella, und so konnte sehr wohl, da ich, um Membranquellungen zu vermeiden, mit Alkoholmaterial arbeitete, das Verhalten der Protoplasten als eine durch Alkohol verursachte Kontraktion gelten. Von meiner Vorstellung, daß die Membran, um wachsen zu können, mit einem Protoplasten in Verbindung stehen müsse, brauchte mich Marsilia nicht abzubringen, da bei ihr das Perinium in Kontakt mit der Plasmodialtapete entsteht. Anders nun in den extremen Fällen von Isoëtes und Selaginella, welche tatsächlich eine Modifikation gewisser Ansichten über das Membranwachstum, zu denen ich gelangt war, verlangen. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die Stoffe für das Membranwachstum hier durch die Tapetenzellen ge-

1) A study of the Sporangia and Gametophytes of Selaginella apus and Selaginella rupestris. Bot. Gazette 1901, Vol. XXXII, pag. 124.

2) Sporenentwicklung bei Selaginella. Beih. z. Bot. Zentralbl. 1902, Bd. XII, pag. 182.

3) l. c. pag. 137.

4) On the Development of the Pollen grain and anther of some Onagraceae. Beih. z. Bot. Zentralbl. 1906, Bd. XIX. Erste Abteil., pag. 295.

5) Bot. Ztg. 1906, II. Abteil., pag. 279.

efert werden und zwar auf Entfernung, da die Protoplasten dieser apetenzellen innerhalb ihrer Membranhüllen an der Sporangiumwandung rharren. Die wachsenden Sporenhäute von Isoëtes und Selaginella üssen somit, allem Anschein nach, ihre Nährstoffe aus Lösungen schöpfen. as sie nicht verhindert kunstvolle, spezifische Struktur an ihren Exium auszubilden.

Darauf, daß das Exinium der Makrosporen von Selaginella ohne Kontakt mit Protoplasma noch weiter wächst, hatte bereits Ernst Heinzen[1]) einer sonst freilich wenig zutreffenden Arbeit hingewiesen. Die edeutung des ganzen Verhaltens wurde aber erst durch Hans Fitting kannt.

Daß es, um das Intussuszeptionswachstum befriedigend zu erären, in solchen Fällen, wie sie durch Isoëtes und Selaginella uns rgeboten werden, kaum zulässig erscheint, meine Vorstellung[2]) von nem fortgesetzten Einwandern von Cytoplasma anzuwenden, um weiter nehmen zu können, daß sich dieses innerhalb der wachsenden Membran in Membranstoff verwandle, ist nach den Feststellungen von Hans itting klar.

So meint denn Hans Fitting[3]), es bliebe für die in Betracht ommenden Fälle nur die Möglichkeit offen, daß die jugendlichen porenhäute „selbständig neue Substanzteile einzulagern, also selbständig wachsen im Stande sind".

Verschiedene Tatsachen sprechen andererseits auch dafür, daß die toffe, welche das Membranwachstum besorgen, nicht schon als solche die Membranen eindringen, so beispielsweise nicht die Stoffe, welche ie Kutinisierung einer Membran bedingen. Solche Erscheinungen aren es im besonderen auch, die mich seinerzeit zur Annahme einer inwanderung von Hyaloplasma in wachsende Zellhäute bestimmten.

Am leichtesten, würden die Probleme des Membranwachstums, eren richtigere Formulierung wir dem Studium der Isoëtes- und Selainellasporen verdanken, sich lösen lassen, könnten wir die Membranen it Julius Wiesner[4]) als Gebilde gelten lassen, die lebendes Protolasma an sich schon führen. Doch gegen diese Auffassung, sofern

1) Die Makrosporen und das weibliche Prothallium von Selaginella. Flora 394, Bd. LXXVIII, pag. 488.

2) l. c. Histol. Beitr. 1889, Heft II, pag. 172 und Die pflanzlichen Zellhäute, hrb. f. wissensch. Bot. 1898, Bd. XXXI, pag. 559.

3) l. c. pag. 153.

4) Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhaut. Sitzungsericht der Wiener Akademie 1886, Bd. XCIII, I. Abteil., pag. 17; Die Elementarruktur und das Wachstum der lebenden Substanz, 1892, pag. 143 ff.

die Plasmodesmen, welche Membranen durchsetzen, außer Spiel gelasse werden, bestehen zurzeit so wichtige Bedenken, daß wir mit ihnen nicht operieren dürfen[1]). „So würde denn", meint Hans Fitting[2]), „nicht anderes übrig bleiben, als der Membran als solcher Lebensfunktionen in höherem Maße als es heute üblich . . . . . zuzuschreiben". Einen solchen Gedanken mir anzueignen, würde mir sehr schwer werden. Denn, ich frage mich, wie sollte man sich bei einer solchen Annahme die Übertragung der spezifischen Strukturen, wie sie beispielsweise gerade auch die in Betracht kommenden Exinen aufweisen, von den Eltern auf die Nachkommen vorstellen. Als Träger erblicher Eigenschaften kann uns doch, nach dem jetzigen Stand unseres Wissens, nur das Protoplasma gelten. Daher ich es zurzeit lieber noch mit einem anderen Gedanken versuchen möchte. Ich halte daran fest, zum mindesten ist mir bisher kein entgegengesetzter Fall bekannt, daß die Anlage einer vegetabilischen Membrane stets in Kontakt mit dem Protoplasma und unter dessen bestimmendem Einfluß erfolgt. Ist aber eine Membran erst angelegt, so müßte sie, auch wenn besondere Strukturen erst später in ihr sichtbar werden, einen solchen Bau schon besitzen, daß das Intussuszeptionswachstum, die ihr zukommenden Strukturen auszugestalten genötigt sei. Es könnten ihr zudem, so lange sie wächst oder sonst sich verändert, auch ohne Berührung mit dem lebenden Protoplasma, aus der Umgebung Stoffe zugeführt werden, die ihr chemisches Verhalten bestimmen. Darunter könnten eventuell auch Fermente vertreten sein, und die Membran diese Stoffe aufspeichern so wie sie es mit Farbstoffen bei künstlichen Tinktionen tut.

Auch in den Fittingschen Objekten entsteht keine Membran von der sich behaupten ließe, daß ihr Ursprung ohne alle Beziehung zum Protoplasma stehe. Hans Fitting sah[3]) an den jüngsten Makrosporen von Isoëtes, noch vor Anlage des Exospors, den die Spezialmembran berührenden Protoplasten Strukturen der Oberfläche verraten, die dem Bau der erst weit später außerhalb des Exospors und Mesospors sich sondernden Haut entsprechen. Die Spezialmembran, aus deren innersten Lamellen Hans Fitting diese Haut hervorgehen läßt, zeigte damals schon entsprechend vorgewölbte Verdickung. Die später zur Ausbildung gelangende Struktur war also wohl in der Anlage an der Spezialmembran schon da, als sie von Protoplasten durch die nach

1) Vergl. im besonderen C. Correns, Über die vegetabilische Zellmembran. Jahrb. f. wissensch. Bot. 1894, Bd. XXVI, pag. 587.

2) l. c. pag. 155.

3) l. c. pag. 125, 126.

den Wände getrennt wurde. — Ebenso[1]) sind die Verzierungen des ors an den Makrosporen von Selaginella helvetica, S. Martensii . spinulosa schon vorhanden, wenn die Abhebung der Häute be- und interessant genug, bei S. Galeottii, die sich doch kaum prin- verschieden verhalten dürfte, werden sie erst unterscheidbar, wenn as Exospor vom Mesospor und dieses vom Protoplasten entfernt Die vorsorgliche Vorbereitung später sichtbar werdender oder be- ıde Verstärkung erfahrender Strukturen an den Sporen von Isoëtes elaginella, dürfte unmittelbar mit dem Umstande zusammenhängen, ie Tapetenprotoplasten an ihrem Ursprungsort verharren ohne asmodium zu bilden. Da wird die ganze Ernährung der ersten en auf Entfernung hin besorgt. Dieses Verfahren bildet aber Ausnahme, die Bildung von Plasmodialtapeten, welche zwischen oren- und Pollenanlagen einwandern, die Regel. Dann sehen wir rotoplasma oft deutlich in Kontakt mit den Orten der Membran- urierung. Dann braucht die Membran mit ihrer Strukturanlage nicht vorgebildet zu sein. Solche Vorgänge, wie sie bei der An- nd dem Wachstum des Periniums an den Sporen von Marsilia spielen, sind in dieser Beziehung besonders lehrreich und dürften zur Beleuchtung schwieriger zu deutender Fälle dienen.

Auf Grund der neuen Gesichtspunkte, die sich aus dem Studium oëtes- und Selaginella-Sporen ergeben haben, kann man nunmehr llgmein annehmen, daß soweit als Sporenentwicklung sich innerhalb apete vollzieht, die Ernährung der Sporen ganz vornehmlich dieser . Zunächst erreichen die von ihr gelieferten Stoffe die Sporen- und werden von ihnen beansprucht. So lange das anhält, ist oreninhalt im Nachteil und bleibt hinter der Entwicklung seiner zurück. Erst wenn die Sporenhaut fertig gestellt ist, absorbiert e Tapetenstoffe nicht mehr und läßt sie hindurchgehen, so daß n Protoplasten gelangen. Das führt uns wieder in besonders deut- Weise die Makrospore von Marsilia vor, doch fast nicht minder zeigen es uns auch die Makrosporen von Isoëtes und Selaginella. rscheinung wird weniger auffällig, wenn die Spore keine bedeu- Dimensionen anstrebt, der Unterschied zwischen der endlichen ihres Protoplasten nach Fertigstellung der Haut, und jener, die Beginn ihres Wachstums aufweist, weniger extrem ist. Daher gemeinen die Erscheinung eines in einer weiteren Hülle einge- enen Protoplasten sich für die Mikrosporen weniger bemerkbar n wird als für die zugehörigen Makrosporen.

---

[1]) l. c. pag. 149.

Figuren-Erklärung.

Sämtliche Figuren nach Mikrotomschnitten. Fixierung mit Chromosm essigsäure, in einigen Fällen mit Zinkchlorideisessigalkohol. Färbung mit Saf Gentiana-Orange oder Eisenhämatoxylin.

Tafel III.

Fig. 1—7 Marsilia Nardu.

Fig. 1—4. Kerne aus der Wurzelspitze. Mutterwurzel, Längsschnitt. Vergr.
Fig. 5. Kernplatte in Polansicht aus einem Querschnitt der Mutterwurzel. 1600.
Fig. 6. Kernplatte in Polansicht, aus der Anlage einer Seitenwurzel. Vergr.
Fig. 7. Vollständige Scheitelansicht einer Seitenwurzelanlage im Perizykel Mutterwurzel. Vergr. 1600.

Fig. 8—42 M. Drummondii.

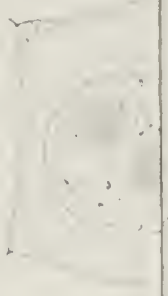
Fig. 8. Plasmaansammlung mit Kern, im Scheitel der Makrospore vor der Teilung. Vergr. 400.
Fig. 9. Prothalliumanlage in peripherischer Seitenansicht. Hüllzellen. Längss Vergr. 400.
Fig. 10. Ein ruhender Kern aus 9. Vergr. 1600.
Fig. 11a u. 11b. Die Kernspindel in der rechts gelegenen Zelle von 9 in aufeinanderfolgenden Schnitten. Vergr. 1600.
Fig. 12. Die Kernspindel aus der mittleren Zelle von 9 in schräger A Vergr. 1600.
Fig. 13. Medianer Längsschnitt einer Prothalliumanlage. Teilungsschritt fü lage der Halskanalzelle. Vergr. 400.
Fig. 14. Ebensolcher Längsschnitt nach Anlage der Halskanalzelle. Vergr. 4
Fig. 15a. Ebensolcher Längsschnitt, Kernspindel für Anlage der Bauchkana Vergr. 400. In 15b die Kernspindel aus 15a 1600mal vergrößert.
Fig. 16. Ebensolcher Längsschnitt nach Anlage einer zweiten Kanalzelle. Verg
Fig. 17. Reifes Archegonium. Eine Hals- und eine Bauchkanalzelle. Die Sc wand über dem Ei in der Mitte verquollen. Vergr. 400.
Fig. 18. Derselbe Zustand wie in 17. Vergr. 400.

Tafel IV.

Fig. 19. Ebensolcher Zustand. Das Ei ist mit der Bauchkanalzelle durch Plasmabrücke verbunden. Vergr. 400.
Fig. 20. Querschnitt durch ein Prothallium mit reifem Ei. Vergr. 400.
Fig. 21. Ein Eikern in den ersten Stadien der Prophase. Vergr. 1600.
Fig. 22. Ein Eikern in dem nächst folgenden Zustand. Vergr. 1600.
Fig. 23 u. 24. Abnorme Wucherung der Basalzellen des Prothalliums. Vergr
Fig. 25. Querschnitt durch das Prothallium. Die erste Zweiteilung des Eies endet. Vergr. 400.
Fig. 26. Eine Keimanlage in etwa 12zelligem Zustande. Vergr. 400.
Fig. 27. Eine Keimanlage in 16zelligem Zustande. Vergr. 400.
Fig. 28. Ein Teil von 27, mit einem Kern in Prophase und dem andern im Sp zustand. Vergr. 1600.
Fig. 29 u. 30. Kerne aus 27 in Prophase. Vergr. 1600.



1.



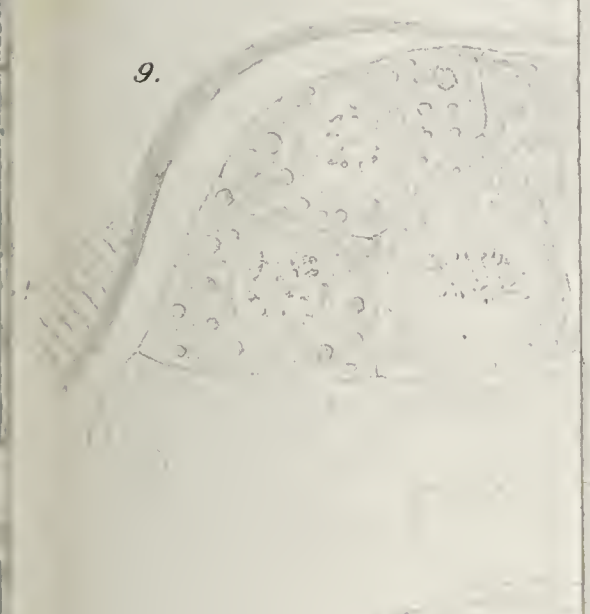


7.

8.

11a.

9.



11b.

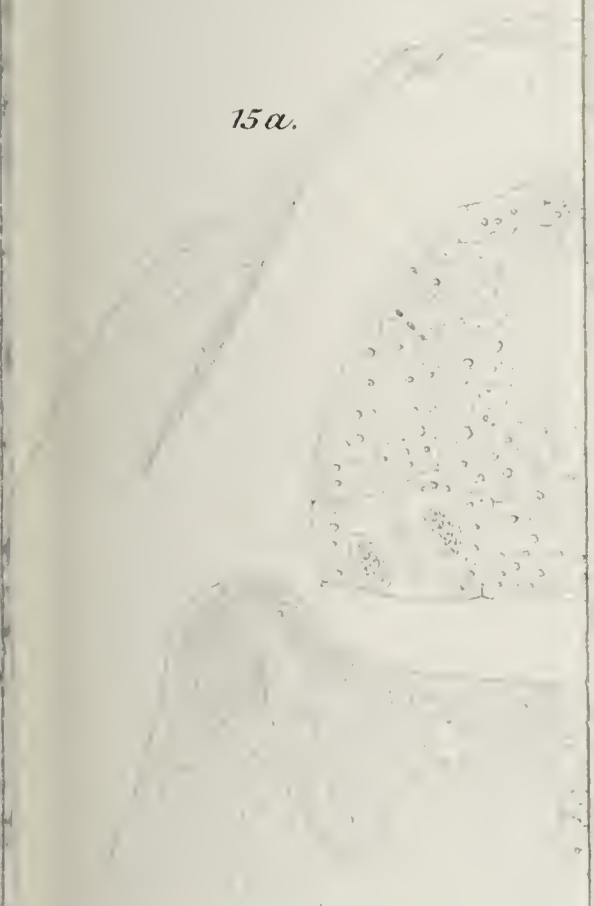
17.

12.





15a.

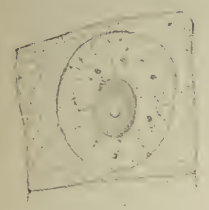


18.

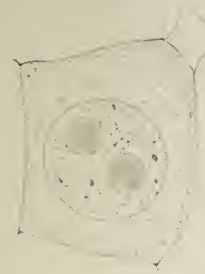


E. Strasburger del.

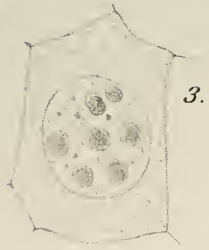
E. Laue, Lith. Inst. Berlin.



1.



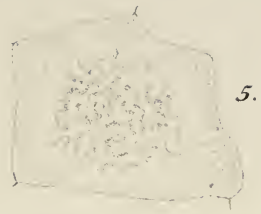
2.



3.



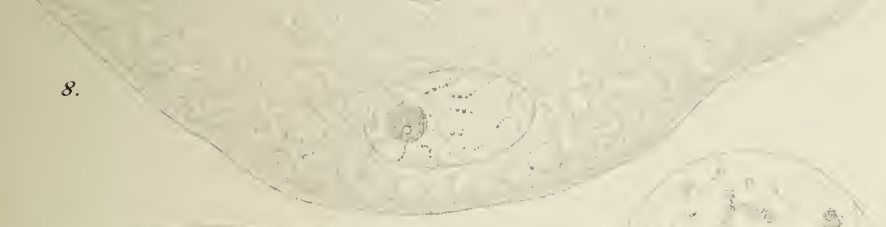
4.



5.



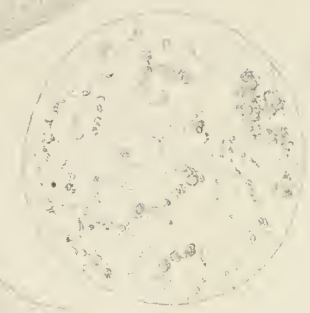
6.



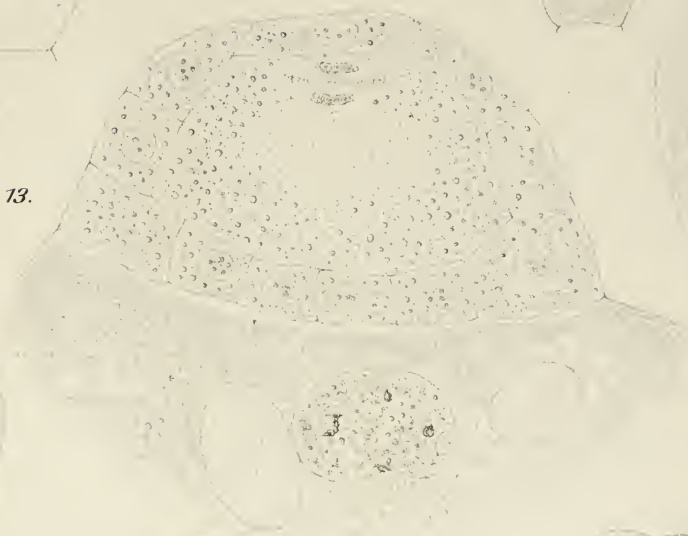
8.



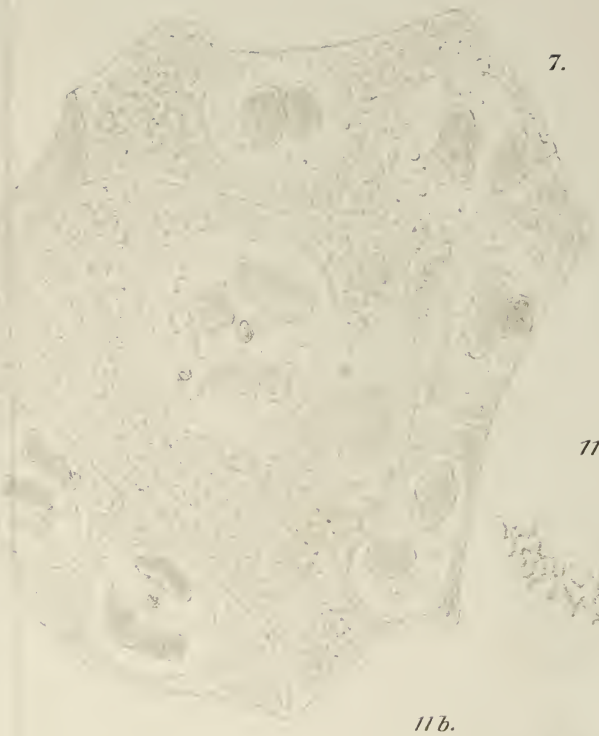
9.



10.



13.



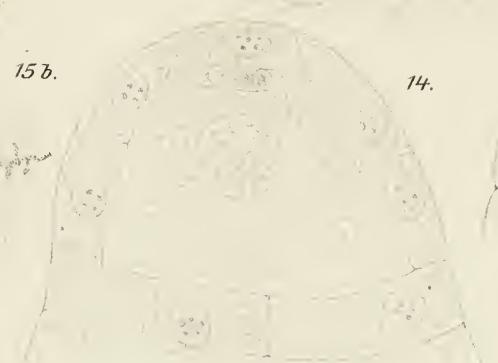
7.

11a.

11b.

17.

12.



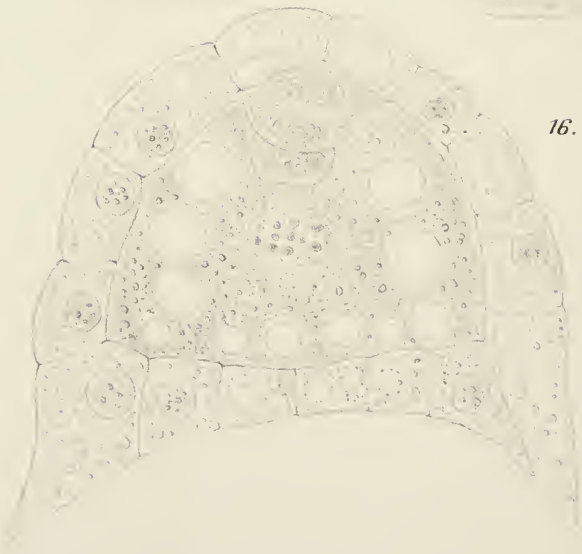
15b.

14.





15a.



16.

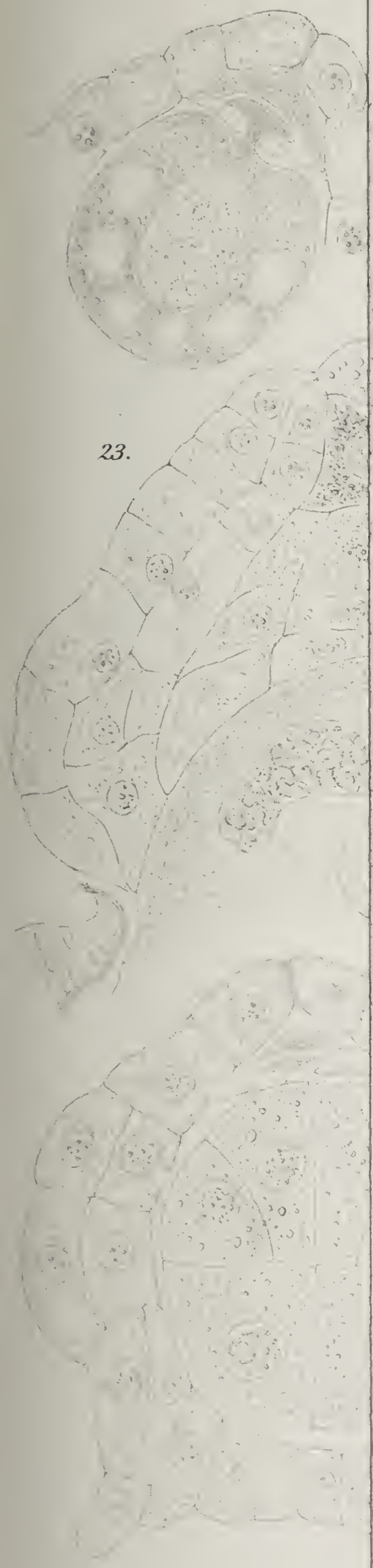


18.

E. Strasburger del.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

E. Laue, Lith. Inst. Berlin.



23.



24.

25.

30.

28.

F. Strasburger del.

E. Laue, Lith. Inst. Berlin



19.



20.



22.



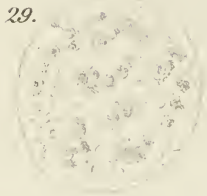
24.



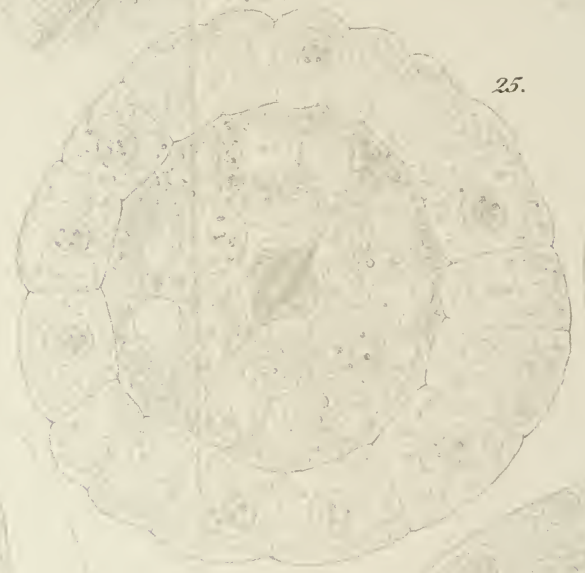
23.



21.



29.



25.

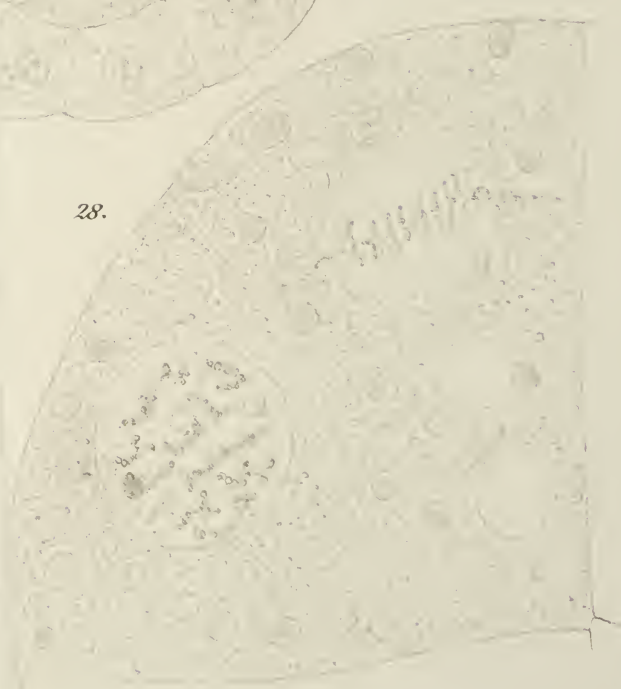
30.



26.



27.



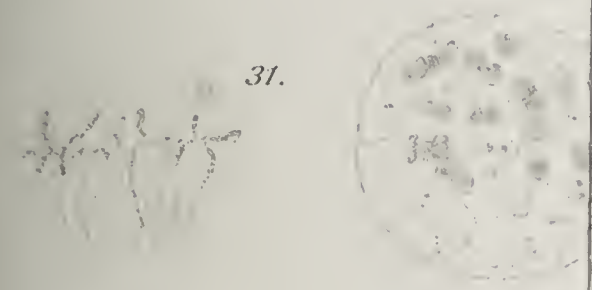
28.

E. Strasburger del.

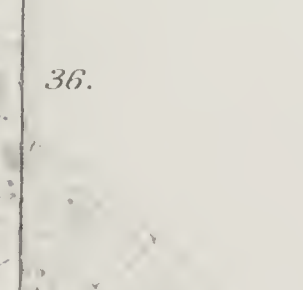
Verlag von Gustav Fischer in Jena

E. Laue, Lith. Inst. Berlin

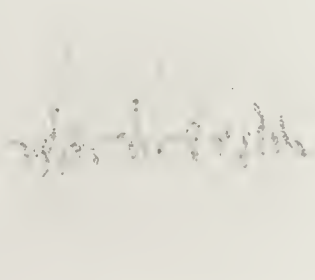
31.



36.



37.



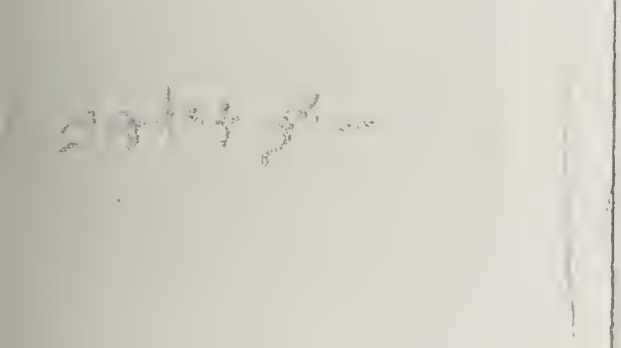
38.



39.



44.



43.



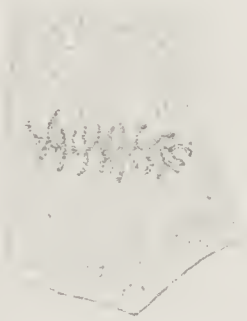
46.



47.



53.



54.



49.

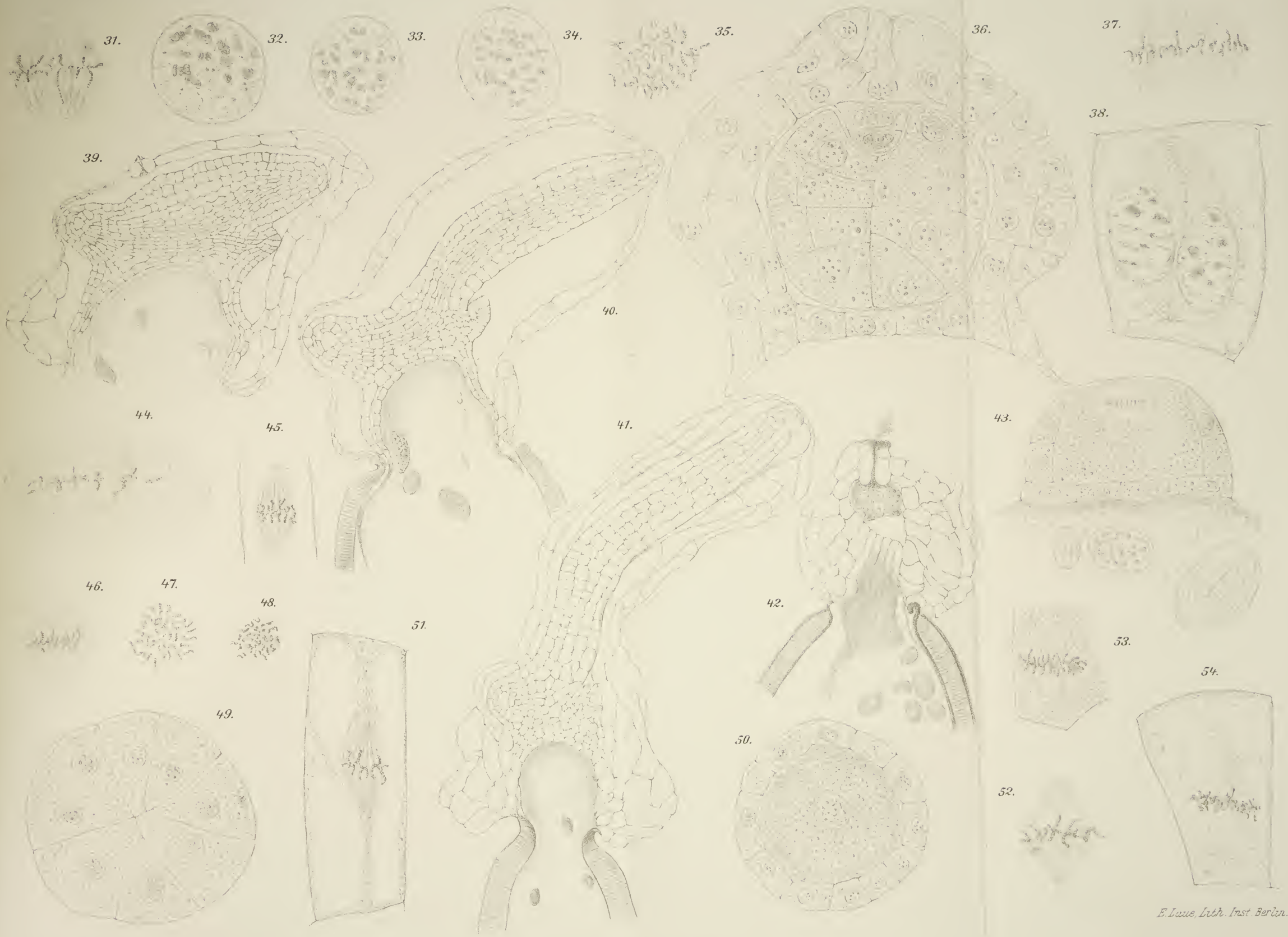


52.



E. Strasburger del.

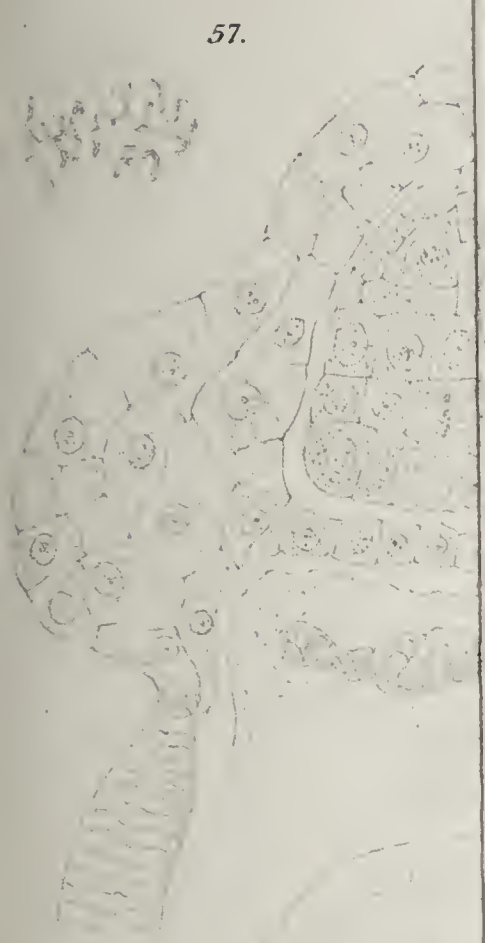
E. Laue, Lith. Inst. Berlin.



E. Strasburger del.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

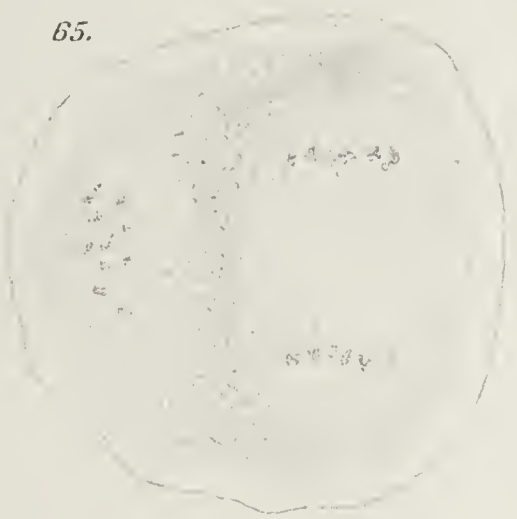
E. Laue, Lith. Inst. Berlin.



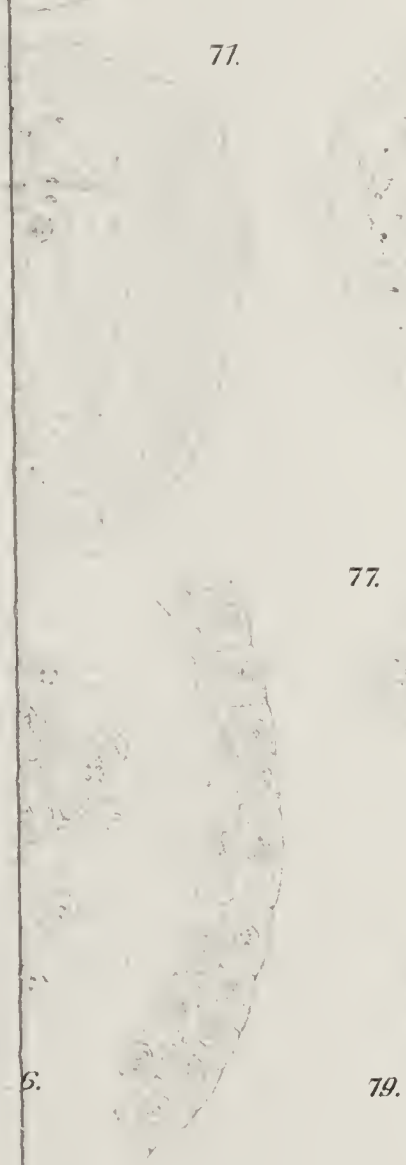


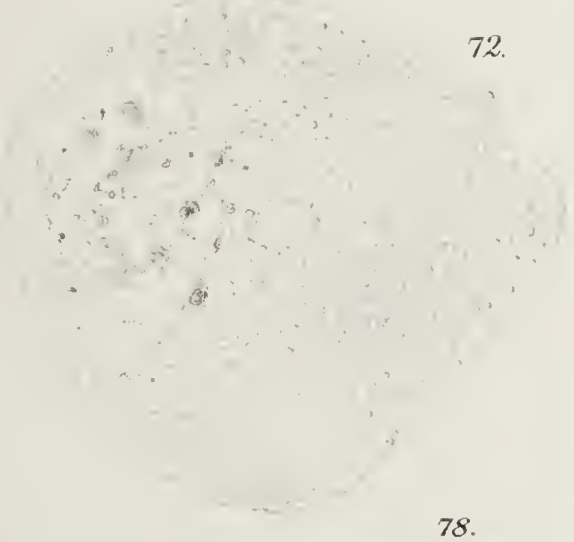






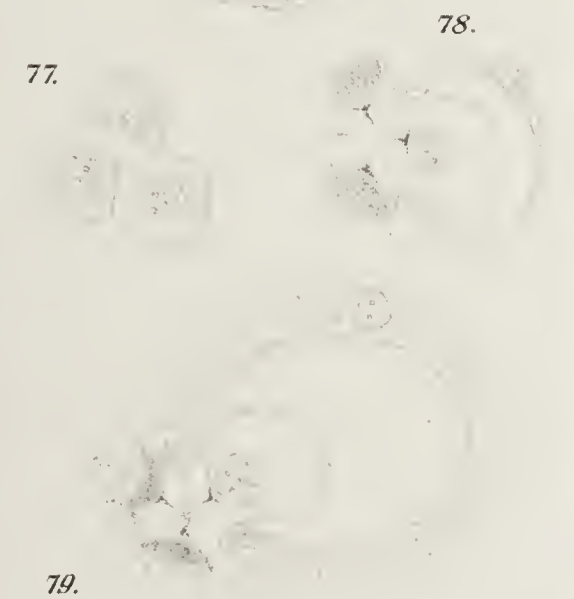






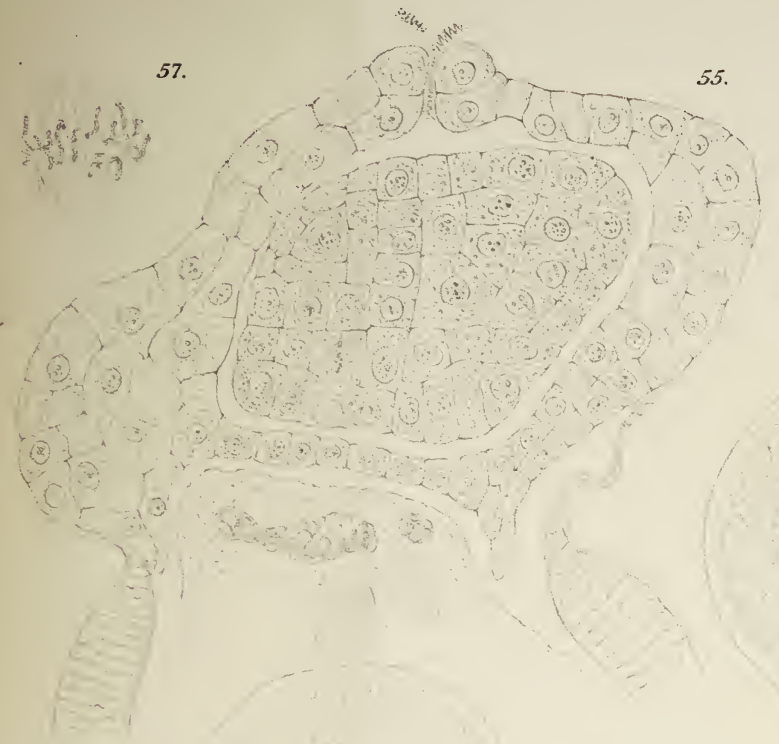


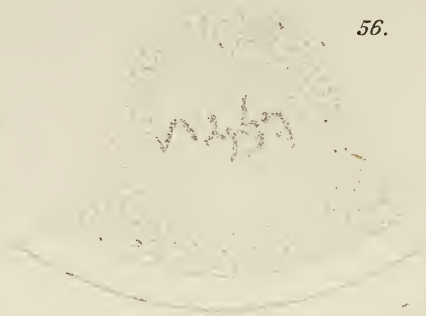


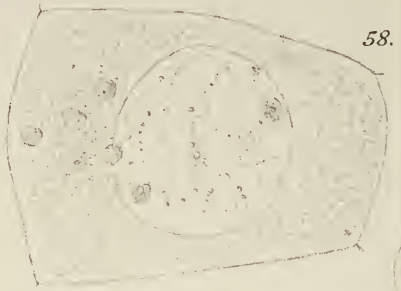


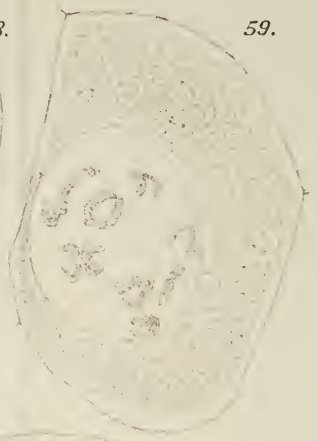
E. Strasburger del.

E. Laue, Lith. Inst. Berlin


57.


56.


58.


59.


60.

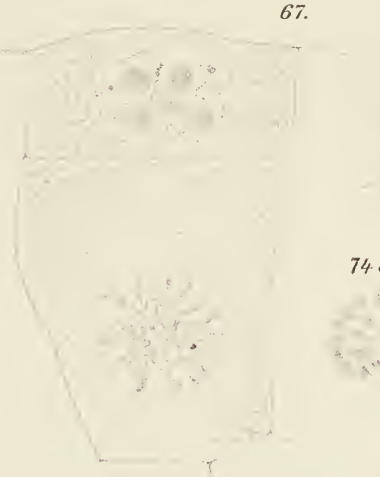

62.


63.


64.

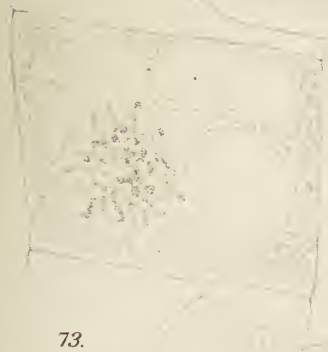

65.


61.


67.

69.


72.


68.


66.

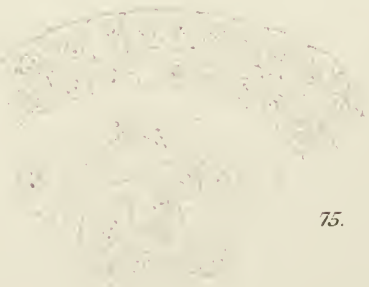

74b.


70.


71.


73.


74a.


75.

76.


77.

79.

E. Strasburger del.

E. Laue, Lith. Inst. Berlin

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Tafel V.

31. Dieselbe Kernspindel wie in 28 im nächstfolgenden Schnitt. Vergr. 1600.
32, 33 u. 34. Kerne in Prophase aus einer fortgeschritteneren Keimanlage. Vergr. 1600.
35. Kernplatte in Polansicht, aus derselben Keimanlage wie die vorhergehenden Figuren. Vergr. 1600.
36. Keimanlage in etwa 32 zelligem Zustande. Die Kanalzellen unverändert erhalten, in die Keimanlage vorgewölbt. Vergr. 400.
37. Kernspindel aus einer Prothalliumzelle. Vergr. 1600.
38. Prothalliumzelle in Teilung. Junge Tochterkerne und Verbindungsfäden mit Zellplatte. Vergr. 1600.
39—41. Keimanlagen verschieden weit fortgeschritten und ungleich orientiert zur Makrosporenachse. Vergr. 145.
42. Wucherndes Prothallium mit abgestorbenem Archegonium, selbst im Absterben begriffen. Vergr. 145.

Fig. 43—57. Marsilia vestita.

43. Junge Prothalliumanlage. Kernspindel zur Anlage der Deckzelle. Vergr. 400.
44. Die Kernspindel von 43. 1600 mal vergrößert.
45. Kernspindel aus einer seitlichen Hüllzelle von 43. Vergr. 1600.
46. Kernspindel aus einer Basalzelle von 43. Vergr. 1600.
47. Kernplatte in Polansicht aus einer jungen Keimanlage. Vergr. 1600.
48. Kernplatte in schräger Ansicht aus der Stammscheitelzelle einer älteren Keimanlage. Vergr. 1600.
49. Die Scheibe der basalen Zellen einer jungen Prothalliumanlage. Vergr. 400.
50. Querschnitt durch eine junge Prothalliumanlage. Vergr. 400.
51 u. 52. Kernspindeln aus Prothalliumzellen. Vergr. 1600.
53 u. 54. Kernspindeln aus einer Keimanlage. Vergr. 1600.

Tafel VI.

55. Junge Keimanlage im medianen Längsschnitt. Im und am Archegoniumhals abgestorbene Spermatozoiden. Vergr. 400.
56 u. 57. Erste Kernspindeln in den Mikrosporen. Vergr. 1600.

Fig. 58—68. Marsilia quadrifoliata.

58. Makrosporenmutterzelle zu Beginn der Prophase. Substanzansammlung im Zytoplasma nach außen vom Kern. Vergr. 1600.
59. Makrosporenmutterzelle, Diakinese. Vergr. 1600.
60. Beginn der Spindelbildung. In dieser wie in der vorhergehenden Figur im Zytoplasma eine einseitige Verdichtung. Vergr. 1600.
61. Reduktionsspindel der Makrosporenmutterzelle. Neben der Spindel einseitige Zytoplasmaverdichtung. Vergr. 1600.
62. Polansicht der Kernplatte. Vergr. 1600.
63. Polansicht der Tochterkernchromosomen des ersten Teilungsschrittes der Makrosporenmutterzelle. Vergr. 1600.
64. Tochterkernspindel der Makrosporenmutterzelle. Homöotypische Kernplatte. Die zweite Kernspindel lag tiefer, war also in dieser Einstellung nicht sichtbar. Vergr. 1600.

Fig. 65. Anaphase der Tochterkerne in der Makrosporenmutterzelle. Vergr. 1600.
Fig. 66. Tochterkernspindeln in einer Mikrosporenmutterzelle. Vergr. 1600.
Fig. 67. Zwei Zellen aus einer jungen Makrosporanginmanlage. In der unteren Zelle Polansicht der Kernplatte. Vergr. 1600.
Fig. 68. Junge Epidermiszelle des ersten Blattes einer Keimanlage. Polansicht der Kernplatte. Vergr. 1600.

Fig. 69—84. Marsilia elata.

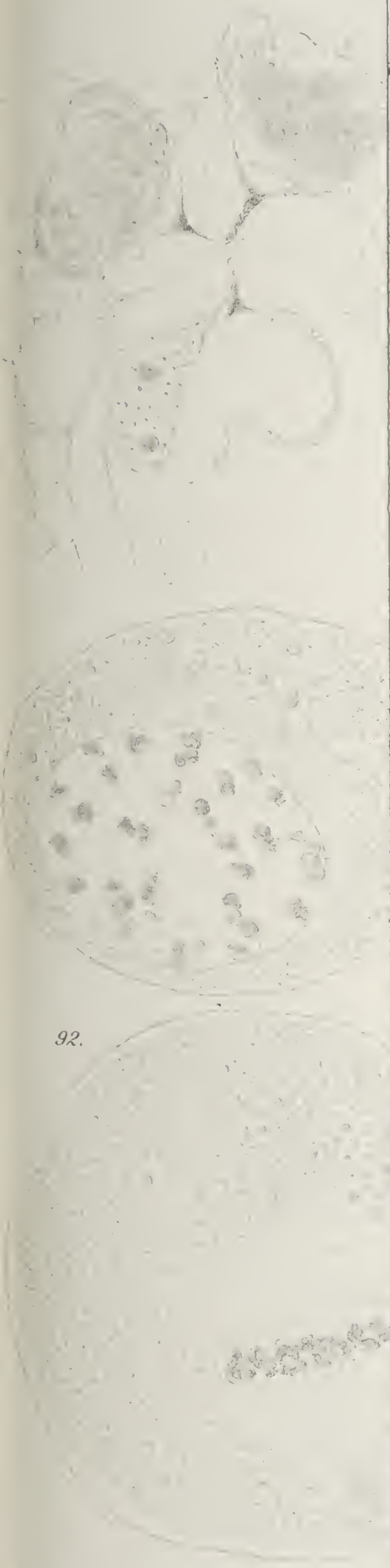
Fig. 69. Zentralzelle einer jungen Makrosporanginmanlage von oben. Vergr. 1600.
Fig. 70. Teile eines Querschnittes durch eine Makrosporanginmanlage. Die Kerne der Makrosporenmutterzellen in Synapsis. Vergr. 400.
Fig. 71. Makrosporenmutterzelle mit Kern in den Prophasen. Beginn der Spindelanlage. Vergr. 1600.
Fig. 72. Ein ähnlicher Entwicklungszustand wie in 71. Vergr. 1600.
Fig. 73. Zwei Makrosporenmutterzellen mit Kernspindeln in Seiten- und in Polansicht. Neben den Kernspindeln deutliche Substanzansammlungen im Zytoplasma. Vergr. 1600.
Fig. 74 a. Makrosporenmutterzelle mit Tochterkernspindeln. In 74 b eine Tochterkernplatte in Polansicht. Vergr. 1600.
Fig. 75. Teil eines Querschnittes durch ein Makrosporanginm mit Anlage einer Sporentetrade. Vergr. 400.
Fig. 76. Entsprechendes Bild wie in 75, doch die Sporen schon durch Scheidewände geschieden. Vergr. 400.
Fig. 77. Eine Makrosporentetrade. Die Kerne nach den Scheiteln der Sporen gerückt. Vergr. 400.
Fig. 78. Das Wachstum der bevorzugten Makrospore hat bereits begonnen, die drei anderen Makrosporen der Tetrade sind im Absterben. Vergr. 400.
Fig. 79. Der nächstfolgende Entwicklungszustand. Der Protoplast der bevorzugten Makrospore, in einer sehr wesentlich vergrößerten Blase eingeschlossen. Vergr. 400.

Tafel VII.

Fig. 80. Ein ähnlicher Zustand wie in Fig. 79, stärker vergrößert. Der Protoplast der bevorzugten Makrospore, unter dem Einfluß des Fixierungsmittels, unregelmäßig eingestülpt. Vergr. 1600.
Fig. 81. Nächstfolgender Zustand mit bedeutend vergrößerter Blase, um welche das Protoplasma der Plasmodialtapete sich schon angesammelt hat. Vergr. 400.
Fig. 82. Partie aus der Plasmodialansammlung nach Beginn der Prismenbildung von dieser etwas zurückgezogen. Vergr. 1600.
Fig. 83. Eine ähnliche, doch nächst ältere Partie, kurz vor Vollendung der Prismenschicht. Vergr. 1600.
Fig. 84. Mikrosporenmutterzelle mit Reduktionsspindel. Vergr. 1600.

Fig. 85—105. Marsilia Drummondii.

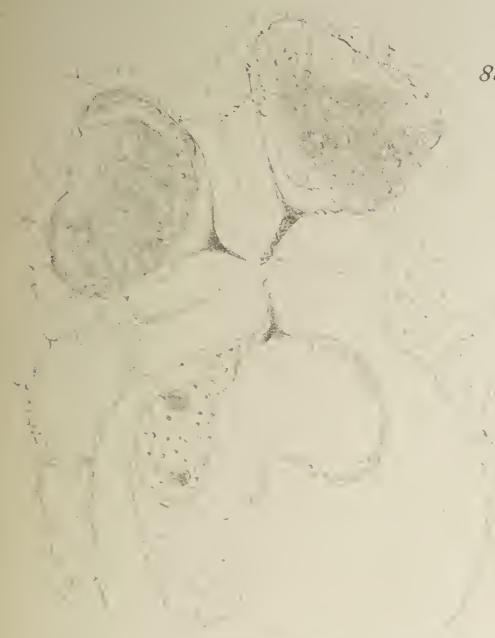
Fig. 85. Teil eines Querschnittes durch ein Makrosporanginm. Die Kerne der Makrosporenmutterzellen in Synapsis. Die Tapetenzellen hatten in der nach abwärts in der Figur gekehrten Hälfte des Sporanginms die Selbständigkeit schon aufgegeben. Dieses Makrosporanginm führte nur vier Mutterzellen. Vergr. 400.



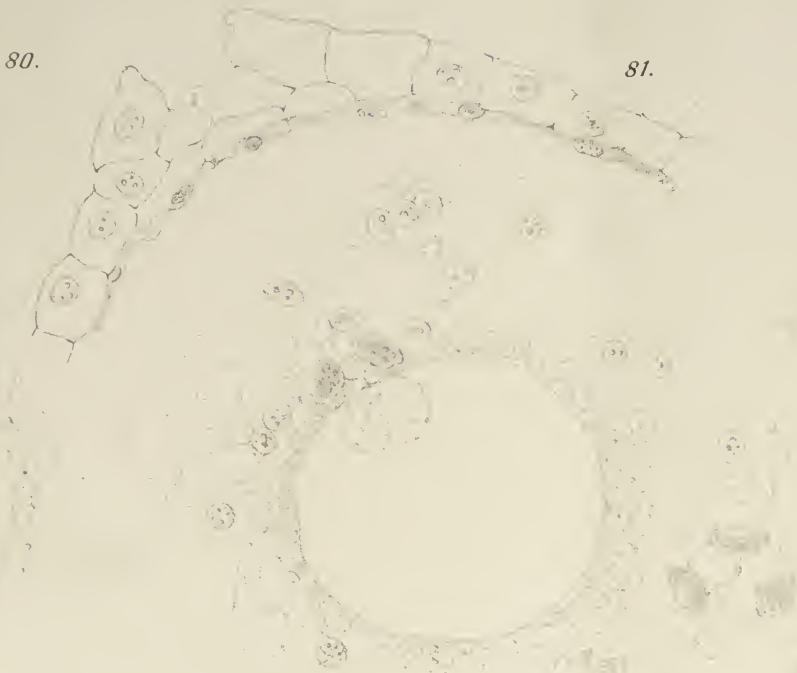


E. Strasburger del.

E. Laue, Lith. Inst. Berlin.



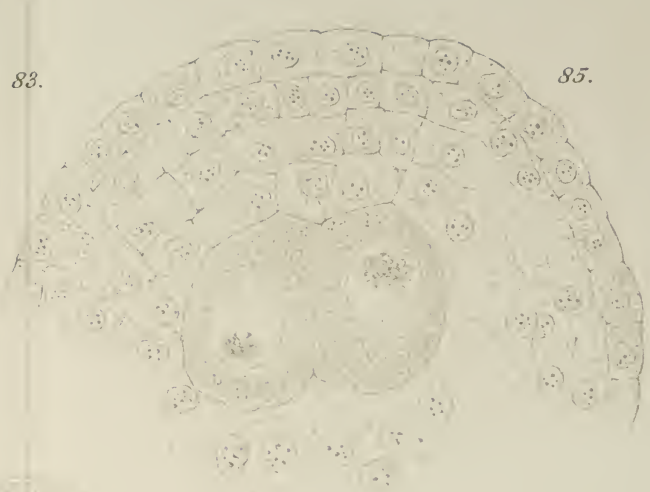
80.



81.



83.



85.



84.



87.

86.



88.

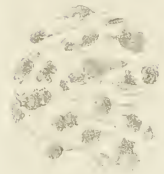


89.



90.

91.



92.



93.

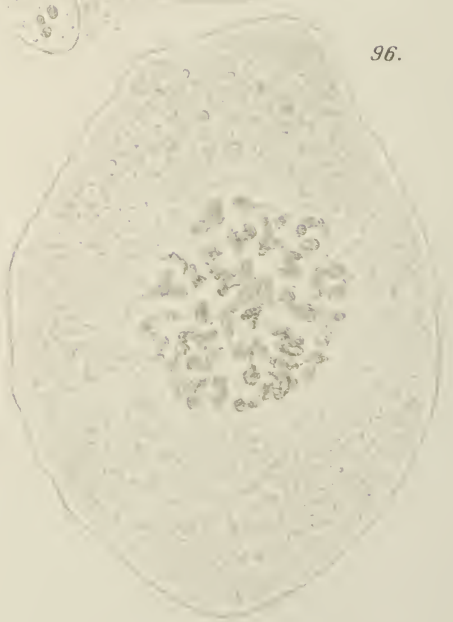


94.





95.



96.

E. Strasburger del.

E. Laue, Lith. Inst. Berlin.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

97.

98

101.

103.

102.

106.

107.

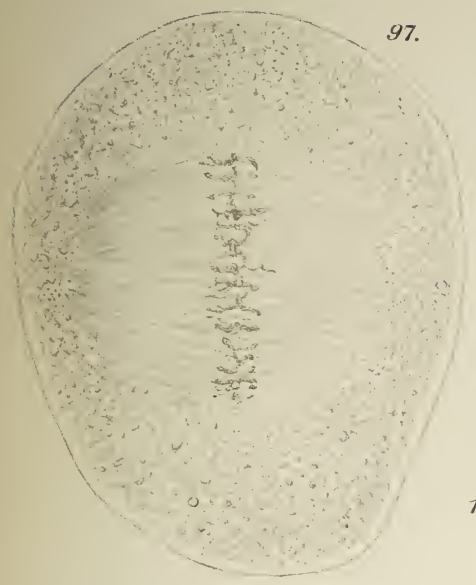
111.

112.

E. Strasburger del.

E. Laue, Lith. Inst. Berlin.

97.



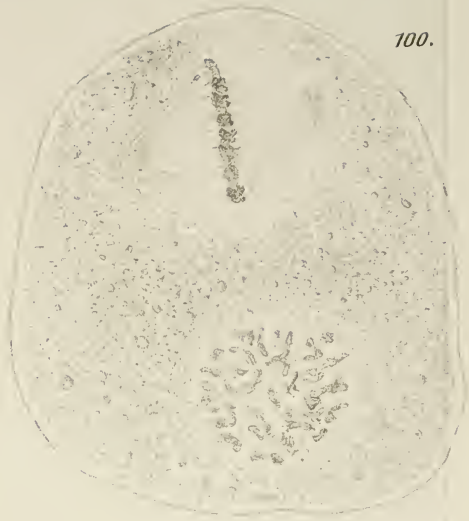
98.



99.



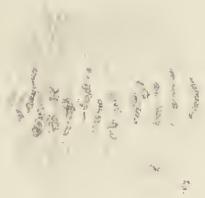
100.



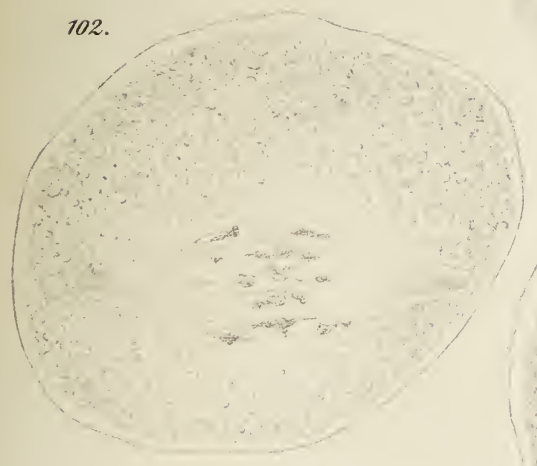
101.



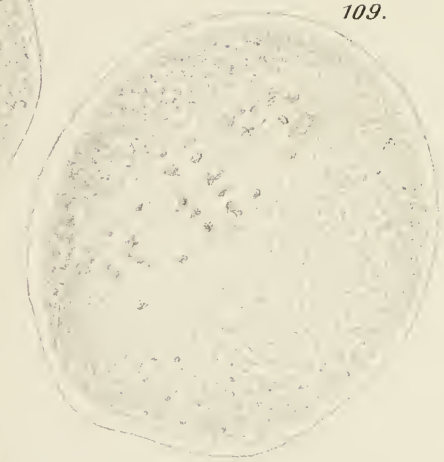
103.



102.



109.



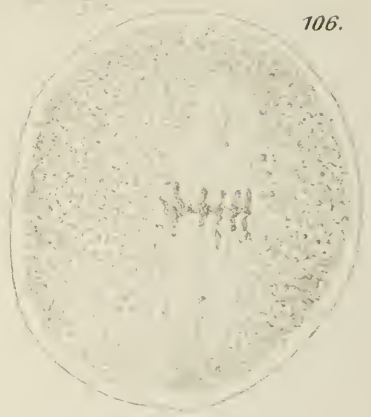
104.



105.



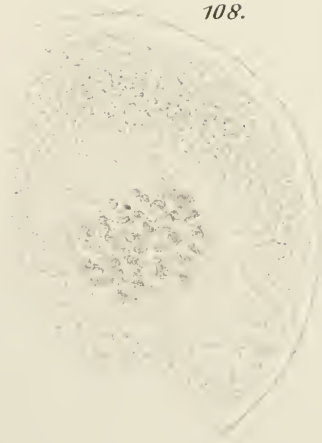
106.



107.



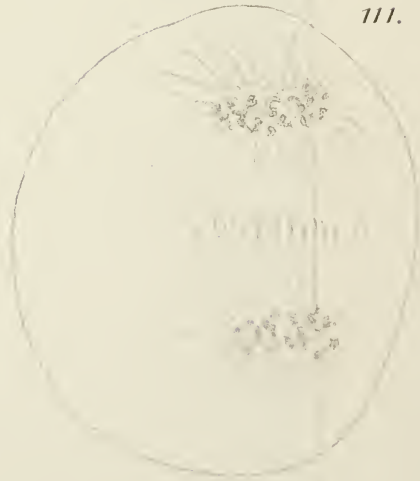
108.



110.



111.



112.



E. Strasburger del.

E. Laue, Lith. Inst. Berlin.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

. 86. Der Kern einer Makrosporenmutterzelle in Diakinese. Vergr. 1600.
. 87. Makrosporenmutterzelle mit Reduktionsspindel. Vergr. 1600.
. 88. Der Figur 87 entsprechende Makrosporenmutterzelle. Vergr. 1600.
. 89. Kernplatte einer solchen Makrosporenmutterzelle in Polansicht. Vergr. 1600.
. 90. Reduktionsspindel einer Makrosporenmutterzelle mit getrennten Chromosomen. Vergr. 1600.
. 91. Kernplatte einer Reduktionsspindel in Polansicht, aus demselben Makrosporangium wie Fig. 90. Vergr. 1600.
. 92—94. Diploide Kernspindeln des ersten Teilungsschrittes einer Makrosporenmutterzelle. Vergr. 1600.
. 95. Polansicht einer diploiden Kernplatte desselben Teilungsschrittes. Vergr. 1600.
. 96. Eine entsprechende Ansicht wie in Fig. 95. Vergr. 1600.

Tafel VIII.

. 97. Eine diploide Kernspindel des ersten Teilungsschrittes einer anderen Makrosporenmutterzelle. Vergr. 1600.
. 98. Eine der ersten beiden Zellen, in welche sich die Zentralzelle einer Makrosporangiumanlage teilte, mit Kernspindel. Die Schwesterzelle führte eine ebensolche Kernspindel. Vergr. 1600.
. 99. Zwei Teilungsfiguren der Kerne in den Tapetenzellen einer jungen Makrosporangiumanlage. Vergr. 1600.
. 100. Kernspindeln des zweiten Teilungsschrittes einer Makrosporenmutterzelle, in Seiten- und Polansicht. Diploid. Vergr. 1600.
. 101. Eine andere diploide Makrosporenmutterzelle in demselben Entwicklungszustande wie Fig. 100. Vergr. 1600.
. 102. Reduktionsspindel mit zum Teil getrennten Chromosomen aus einer Mikrosporenmutterzelle. Vergr. 1600.
. 103. Kernspindel aus einer anderen Mikrosporenmutterzelle. Vergr. 1600.
. 104. Reduktionsspindel, deren Teilung unterblieb, aus einer schrumpfenden Mikrosporenmutterzelle. Vergr. 1600.
. 105. Ähnlicher Zustand wie in Fig. 104, doch etwas älter, die schrumpfende Mutterzelle mit verdickter Membran umgeben, die Kernspindel in Polansicht. Vergr. 1600.

Fig. 106—112. Marsilia macra.

. 106. Reduktionsspindel in einer Makrosporenmutterzelle. Vergr. 1600.
. 107. Diploide Kernspindel in einer anderen Makrosporenmutterzelle. Vergr. 1600.
. 108. Die Kernplatte einer solchen Spindel in schräger Ansicht. Vergr. 1600.
. 109. Reduktionsspindel einer Makrosporenmutterzelle mit getrennten Chromosomen. Vergr. 1600.
. 110 u. 111. Erster Teilungsschritt in der Makrosporenmutterzelle. Schön entwickelte Strahlung um die Tochterkernanlagen. Vergr. 1600.
. 112. Derselbe Zustand wie in Fig. 111. Eine Tochterkernanlage in der Polansicht. Vergr. 1600.